# ÜBER DEN FARBENSINN DER TAGVÖGEL UND DIE ZAPFENÖLKUGELN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER VEREINIGTEN FRIEDRICHS-UNIVERSITÄT
HALLE-WITTENBERG

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

VORGELEGT VON

**ERNA HAHN**
AUS MAGDEBURG

MIT 7 FIGUREN IM TEXT UND EINER TAFEL

HALLE A. S.
1916

Referent: Professor Dr. HAECKER

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CXVI, Heft 1.)

## Inhalt.


Seite

A. Untersuchung über das Farbenunterscheidungsvermögen der Tagvögel, besonders der Hühner . . . . . 1
1. Einleitung . . . . . 1
2. Geschichtliches über die Farbensinnuntersuchungen bei Vögeln . . . 3
3. Material und Methoden . . . . . 6
4. Eigene Versuche . . . . . 10
5. Vergleich mit den Hessschen Versuchen . . . . . 20
B. Die farbigen Ölkugeln der Vogelretina, systematische und embryologische Beobachtungen . . . . . 22
1. Geschichtliches . . . . . 22
2. Vergleichende Untersuchungen über die Ölkugeln verschiedener Tag- und Nachtvögel . . . . . 25
3. Bedeutung der Ölkugeln . . . . . 30
4. Embryologische Entstehung der Ölkugeln beim Huhn . . . . . 33
5. Zusammenfassung . . . . . 37
6. Literatur . . . . . 39
Erklärung der Abbildungen . . . . . 42


---

## A. Untersuchung über das Farbenunterscheidungsvermögen der Tagvögel, besonders der Hühner.

### 1. Einleitung.

Durch die Versuche von Hess über den Farbensinn der Tiere, besonders der Vögel, schien eine Möglichkeit gegeben zu sein, auf experimentellem Wege eine Grundlage für die Schmuckfarbentheorie und die Frage der sexuellen Zuchtwahl zu schaffen. Durch unvorhergesehene Befunde über den Farbensinn der Hühner stellten sich aber diesen

Untersuchungen so große prinzipielle, wie auch technische Schwierigkeiten entgegen, daß ausgedehnte Vorarbeiten nötig wären, um einwandfreie Resultate von grundlegendem Werte zu erzielen. Ich muß mich deshalb darauf beschränken, hier meine Beobachtungen über das Farbenunterscheidungsvermögen der Hühner wiederzugeben. Da ferner Hess seine Resultate über das Farbensehen der Vögel zurückgeführt hatte auf die Einlagerung farbiger Ölkugeln in den Zapfen der Vogelretina, interessierte es mich, vergleichende Untersuchungen dieser Ölkugeln bei einer größeren Zahl von Tagvögeln und auch einigen Nachtvögeln anzustellen. Dabei scheint es für die Beurteilung der Bedeutung dieser Gebilde wichtig zu sein, wann die Ölkugeln im embryonalen Leben angelegt werden. Da in diesem Punkte noch einige Unklarheiten vorhanden waren, habe ich versucht, beim Hühnerembryo diese Verhältnisse darzustellen.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die freundliche Anleitung und Unterweisung bin ich Herrn Professor Haecker zu großem Dank verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Professor Brüel und Fräulein Dr. Kuttner für ihr Interesse und ihre freundliche Unterstützung bei meiner Arbeit. Herrn Prof. E. v. Hippel, Direktor der Univ.-Augenklinik in Halle, spreche ich meinen ergebenen Dank dafür aus, daß er mir die Möglichkeit gegeben hat, einen Teil der Untersuchungen in seinem Institut auszuführen. Ferner möchte ich auch an dieser Stelle Herrn Professor Igersheimer, Oberarzt der Universitäts-Augenklinik in Halle, meinen besten Dank sagen für seine jederzeit bereitwillige Hilfe und die liebenswürdige Anleitung für die Farbensinnuntersuchungen am Menschen, die ja die Grundlage für die Beobachtungen an den Tieren bilden müssen. Durch sein freundliches Entgegenkommen standen mir auch Bibliothek, Arbeitsräume und Instrumente der Klinik in weitgehendem Maße zur Verfügung. Außerdem bin ich Herrn Geheimrat von Hess Dank schuldig dafür, daß mir die Möglichkeit geboten wurde, unter seiner liebenswürdigen Anweisung Methoden der Untersuchung, Anordnung der Apparate und die Ausführung der Versuche in den Laboratorien der Münchener Universitäts-Augenklinik kennen zu lernen. Sowohl die technischen als auch die theoretischen Ratschläge und Anregungen waren für mich von sehr großem Werte zur richtigen Auffassung und Durchführung meiner Arbeit. Herrn Dr. Staudinger, Direktor des hiesigen zoologischen Gartens, muß ich danken für die freundliche Überlassung mehrerer lebender ausländischer Vögel zur Farbensinnprüfung, sowie für eine große Zahl von Vogelaugen zu mikroskopischer Untersuchung.

## 2. Geschichtliches über die Farbensinnuntersuchungen bei Vögeln.

Früher hatte man angenommen, daß es überhaupt unmöglich sei, den Farbensinn der Tiere zu erforschen, mindestens schien es ausgeschlossen zu sein, auf experimentell-psychologischem Wege zum Ziel zu kommen, da sie doch keine Angaben machen können über das, was sie sehen. Eher schien es möglich, mit Hilfe der objektiven Methoden Aufschluß über das Farbensehen der Vögel zu erhalten, und zwar durch Feststellen der sichtbaren Wirkungen farbiger Lichter auf das Auge.

Zunächst hofften Himstedt und Nagel (34) das Farbenunterscheidungsvermögen der Vögel zu ermitteln durch Untersuchung der Aktionsströme der Netzhaut bei verschiedenfarbiger Bestrahlung. Bei Belichtung des lebenden oder frisch enucleierten Auges entstehen nämlich elektrische Erregungen in der Retina, die sich bei Anlegung der Elektroden an Hornhaut und Eintrittsstelle des Opticus durch Schwingungen eines Saitengalvanometers nachweisen lassen. Die Stärke der Schwingungen ist bei homogenem Licht von seiner Intensität abhängig. Strahlen verschiedener Wellenlänge ergeben verschieden verlaufende Kurven, die für die einzelnen farbigen Lichter charakteristisch sind. Während sich nun auf diesem Wege bei Fröschen sehr gute Vergleiche anstellen lassen, sind bei Vögeln die Belichtungsreaktionen so gering, daß genaue Messungen fast unmöglich sind. Auch Piper (58—61) konnte in seinen ausführlichen Untersuchungen mit Sicherheit nur die Lage des Maximums der Reizung feststellen. Es liegt bei Tagvögeln um 600 $\mu\mu$ (Orange), bei Nachtvögeln (Eulen) um 535—540 $\mu\mu$ (Grün).

Da auf diesem Wege keine ins Einzelne gehenden Ergebnisse erzielt werden konnten, versuchten im letzten Jahr Brossa und Kohlrausch (6—8) Gleichungen zwischen den verschiedenen Spektrallichtern herzustellen, d. h. zu bestimmen, welche Intensität jeder Lichtart nötig ist, um gleichstarke und gleichgestaltete Reaktionskurven hervorzurufen. Beim Steinkauz und anderen Nachtvögeln, bei welchen an und für sich schon die bei Anwendung verschiedener Lichtsorten erhaltenen Kurven von ähnlicher Beschaffenheit sind, gelang es in der Tat, durch Änderung der Intensität gleiche Kurven für Strahlen verschiedener Wellenlänge zu erhalten. Dagegen konnten bei Tagvögeln, z. B. Tauben, solche Aktionsstromgleichungen nicht erzielt werden, sondern der Verlauf der Kurven blieb stets in charakteristischer Weise

abhängig von der Wellenlänge der Lichtstrahlen. Das bedeutet also, daß die farbigen Lichter für Nachtvögel nur quantitativ verschieden sind, während sie für Tagvögel auch eine qualitativ verschiedene Wirkung haben. Demnach können Nachtvögel nur Helligkeitsabstufungen wahrnehmen, während Tagvögel die verschiedenen Farben unterscheiden.

Durch alle diese Untersuchungen wurde also nur im allgemeinen festgestellt, daß die Tagvögel überhaupt Farben unterscheiden können. Wieweit aber im einzelnen der Farbensinn bei ihnen ausgebildet ist, ließ sich auf diesem Wege nicht ermitteln. Deshalb versuchte ABELSDORFF (1—3) durch eine weitere objektive Methode sichere Resultate zu erlangen. SACHS (64, 65) hatte beim Menschen beobachtet, daß die Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge eine spezifische Wirkung auf die Weite der Pupille des farbentüchtigen Auges haben. Nachdem er durch eine Reihe von Beobachtungen Mittelwerte für die pupillomotorische Reizung homogener farbiger Lichter für das normale Auge aufgestellt hatte, untersuchte er in gleicher Weise die Pupillenreaktion bei partiell Farbenblinden. Er fand, daß hier die Werte ganz anders verteilt waren. Daraus schloß er, daß die pupillo-motorische Wirkung farbiger Lichter mit ihrer optischen Wahrnehmung in engem Zusammenhang stehen müsse. Als ABELSDORFF auf demselben Wege die Pupillenreaktion der Vögel prüfte, fand er, daß blaue Strahlen beim Tagvogel die geringste Reizung hervorriefen. Wurde beispielsweise das Auge einer Taube schnell hintereinander mit gleich hellem Rot und Blau belichtet, so fand beim Übergang vom Blau zum Rot eine Pupillenverengerung im Rot statt. Nachtvogelaugen dagegen zeigten eine gewisse Überempfindlichkeit gegen kurzwelliges Licht. Wollte man hieraus den Schluß auf die Farbenwahrnehmung durch das Tagvogelauge ziehen, so mußte man annehmen, daß blaues Licht für sie auch optisch nicht wirksam ist. Um diesen Schluß noch mehr zu rechtfertigen, verglich HESS (33) nicht nur die verschiedenen Farben untereinander, sondern stellte auch jedesmal ein farbiges Licht mit dem seinem farblosen Helligkeitswert entsprechenden Grau zusammen. Durch messende Vergleiche fand er folgende pupillo-motorische Reizwerte:

| | Normaler Mensch | Relativ blausichtiger Rotgrünblinder | Total Farbenblinder | Taube | Nachtvogel |
|---|---|---|---|---|---|
| Rot | 9—11 | 1,5—2,2 | 0,6 | 7,3—9.3 | 0,9—1,1 |
| Blau | 1,5—2,5 | 2—3 | 9,9—11,8 | 0,8—0,9 | 7,4—8,8 |

»Hierin geben die Zahlen die zu den motorischen Gleichungen erforderlichen Mengen des von den Graukeilen durchgelassenen Vergleichslichtes in Prozenten des auffallenden Lichtes an«, d. h. sie zeigen, welche Stufe oder Intensität des Grau (gemessen in Prozenten des auffallenden weißen Lichtes) nötig ist, um eine gleiche Pupillenreaktion zu erzielen, wie bei einem bestimmten Rot oder Blau. Aus dieser Tabelle[1] geht speziell hervor, daß die kurzwelligen Strahlen für Tagvögel einen viel geringeren Reizwert haben als für das Nachtvogelauge, d. h. für erstere genügt ein sehr dunkles, für letzteres ein beträchtlich helleres Grau, um die gleiche Wirkung zu erzielen, wie das angewandte Blau. Hess schließt hieraus, daß Tagvögel »relativ blaublind sind«. Auf die Diskussion dieser Beobachtungen und Schlußfolgerungen komme ich später zu sprechen.

Diese erst im letzten Jahr gewonnenen Resultate dienten Hess (25—33) zur Stütze seiner früheren Beobachtungen.

Nur ganz vorübergehend benutzte er die von Katz und Révész (38) eingeführte Methode der Fütterung mit gefärbten Körnern. Diese Versuche sind eine Anlehnung an die beim Menschen angewandte Seebeck-Holmgrensche Probe, bei der aus bunt durcheinandergemischten farbigen Wollbündeln jedesmal diejenigen von gleicher Farbe zusammengelegt werden sollen. Die Vögel wurden in folgender Weise geprüft: Nachdem sie einige Zeit auf eine bestimmte Farbe dressiert sind, werden ihnen auch anders gefärbte Körner vorgelegt. Durch Picken oder Liegenlassen der Körner soll sich dann zeigen, ob die Tiere die Farben unterscheiden oder nicht.

Im allgemeinen färbte Hess aber nicht die Körner selbst, sondern streute sie in farbigem Licht aus. Die weißen Reiskörner, die er als Futter benutzte, erscheinen dann in den Farben der Glaslichter. Er erzeugte zwei gleichgroße, ganz dicht aneinandergrenzende Felder von verschiedener Farbe und Intensität. Diese beiden Faktoren konnten durch Verschieben farbiger Glaskeile vor der konstanten Lichtquelle beliebig geändert werden. In beiden Feldern wurden die Körner gleichmäßig ausgestreut. Waren diese beiden Flächen von verschiedener Farbe, aber gleich hell, so pickten die Hühner im allgemeinen gleichmäßig in beiden Teilen. War aber das eine Feld heller als das andere, so nahmen die Tiere zuerst die Körner im lichtstärkeren Teil. Erst wenn hier alle Körner aufgepickt waren, wandten sie sich dem etwas dunklerem Felde zu. Eine Abweichung aber fand Hess, wenn er ein

[1] Münch. Med. Wochenschr. Nr. 27, 1914.

blaues und ein rotes Feld nebeneinanderstellte. Es mußte dann jedesmal der blaue Teil bedeutend lichtstärker gemacht werden als der rote, damit die Tiere die Körner im Blau nahmen. Bei einer gewissen Lichtstärke konnte er dann jedesmal erreichen, daß die Hühner alle blauen Körner pickten.

Da die meisten Glaslichter keine ganz reinen Farben darstellen, benutzte Hess vorzugsweise die Spektrallichter. Er stellte, ebenfalls durch Fütterungsversuche, die Ausdehnung des sichtbaren Spektrums für verschiedene Tagvögel fest. Auf einer mattschwarzen Fläche wurden Reiskörner im Spektrum ausgestreut, die die Versuchstiere vom äußersten Rot an bis zu einer scharfen Grenze zwischen Grün und Blau aufnahmen. Alle Körner im Grünblau und Violett lassen sie unberührt. Die in gleicher Weise untersuchten Nachtvögel hatten keine so große Verkürzung des Spektrums am blauen Ende, wie Hühner und Tauben. Für die Tagvögel nimmt Hess auf Grund aller seiner Beobachtungen an, daß sie die Körner im Blau-Violett nicht sehen, daß blaue Strahlen keinen Farbwert für diese Tiere haben.

Am Schluß dieser Zusammenstellung möchte ich ausdrücklich darauf hinweisen, daß mit Rücksicht auf das Objekt dieser Untersuchung im geschichtlichen und später im allgemeinen Teil nur auf diejenigen Arbeiten eingegangen wurde, die sich mit dem Farbensinn der Vögel beschäftigen, und daß insbesondere also die Kontroverse zwischen von Hess und von Frisch nicht weiter berücksichtigt wurde.

### 3. Material und Methoden.

Auf Grund der Annahme, daß Tagvögel »relativ blaublind« seien, scheint es Hess unwahrscheinlich, daß blaue Federn eine Schmuckfärbung für die Vögel sein können. Es war infolgedessen von Interesse, den Farbensinn bunter, besonders aber lebhaft blau gefärbter Vögel zu untersuchen. Zu diesem Zweck standen mir von Vögeln von großenteils blauem Gefieder zur Verfügung: Ararauna (*Ara ararauna* L.), Wellensittiche (*Melopsittacus undulatus* Schaw), Mönchsittiche (*Bolborhynchus monacus* Bodd.), Schweifkitta (*Urocissa erythrorhyncha* Gm.), Schmetterlingsfinken (*Uraeginthus bengalis* L.), Indigofink (*Cyanospiza cyanea* L.).

Um einen Vergleich zu haben mit dem Verhalten von Tagvögeln, die sich in der von Hess beschriebenen Weise verhielten, untersuchte ich mehrere Tauben und eine große Zahl von Hühnern.

Von den fünf oben erwähnten Methoden schienen mir die Fütterungen im Spektrum für meine Zwecke am meisten geeignet zu sein.

In einem völlig schwarz ausgekleideten Zimmer diente mir als Lichtquelle eine Gleichstrombogenlampe. In der ersten Zeit meiner Versuche entwarf ich mit Hilfe eines geradsichtigen Flüssigkeitsprisma das Spektrum so, daß es horizontal auf eine ganz leicht geneigte schwarze Fläche auffiel. Auf diesem Futtertisch wurden gleichmäßig Reiskörner ausgestreut; aber nicht nur im Spektrum selbst, sondern auch über das blaue und rote Ende hinaus. Die Tiere wurden dann frei vor das Spektrum gesetzt, mußten aber meist festgehalten werden. Im Laufe

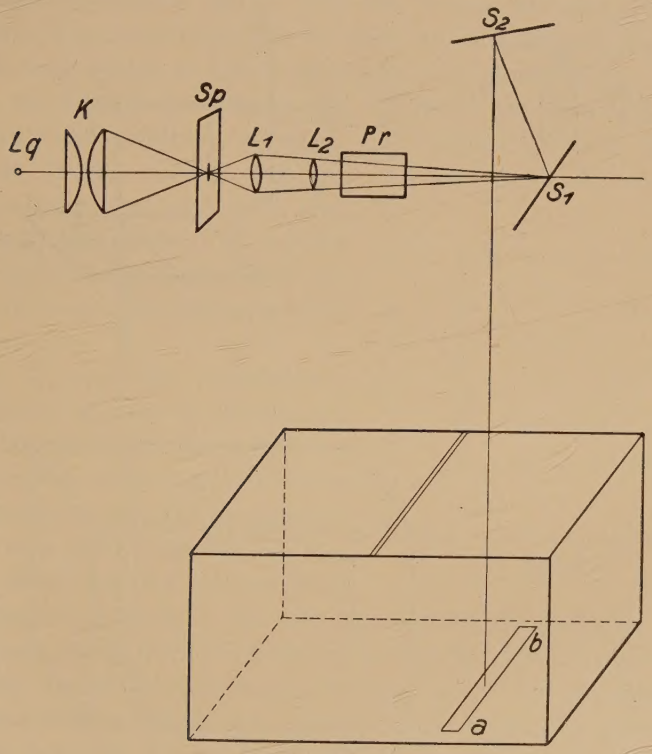



Fig. 1.

der Arbeit fand ich aber, daß diese Anordnung einige Nachteile bot. Dadurch, daß das Spektrallicht horizontal, in Augenhöhe der Tiere einfiel, wurde, wie sich schon bei der Untersuchung der Hühner zeigte, die Dunkeladaptation verzögert oder überhaupt verhindert. Auch durch das Festhalten der Vögel konnte natürlich das Ergebnis beeinflußt werden. Deshalb setzte ich die großen Tiere, wie Hühner und Tauben, in eine schwarz ausgeschlagene Kiste, deren Deckel teilweise durch eine Glasscheibe ersetzt worden war. Das Spektrum wurde nun

durch ein oder zwei Spiegel so reflektiert, daß es senkrecht von oben her auf den Boden der Kiste einfiel (Textfig. 1). Dadurch wurde erreicht, daß die Tiere volle Bewegungsfreiheit hatten, und daß gleichzeitig ein größerer Grad der Dunkeladaptation erlangt werden konnte. Kleine Vögel wurden in ganz ähnlicher Weise in einem Käfig geprüft, dessen Dach zur Hälfte durch Glas ersetzt war.

Neben diesen Versuchen mit den homogenen Farben des Spektrums benutzte ich zu meinen Versuchen auch farbige Glaslichter.

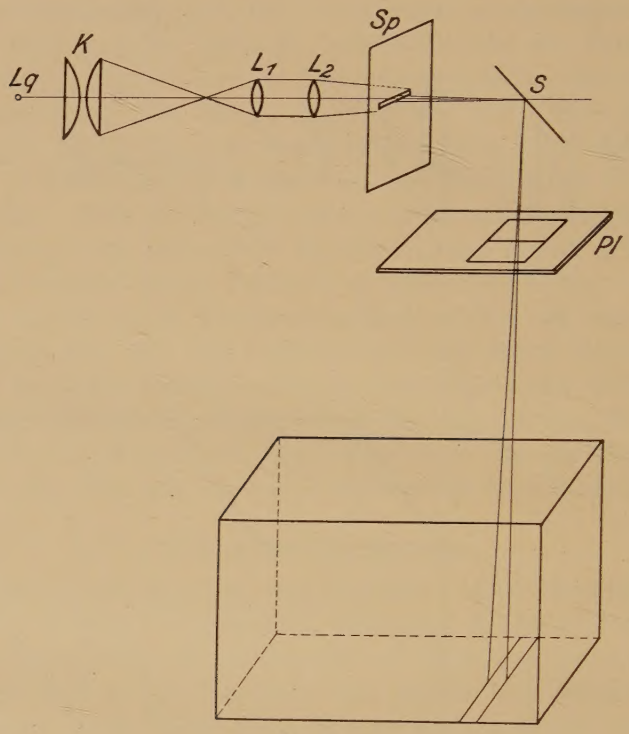



Fig. 2.

Die dazu gebrauchten Farbgläser bestimmte ich vorher am Spektroskop. Die reinsten Farben haben von den gewöhnlichen Gläsern die rubinroten. Sehr wenig geeignet sind gelbe und grüne Gläser, da sie den größten Teil der Spektralfarben hindurchlassen. Unter den verschiedenen blauen Gläsern kann man ziemlich dunkelblaue Gläser erhalten, die außer dem kurzwelligen Licht nur ganz geringe Mengen roter Strahlen hindurchlassen. Bei weniger intensivem Licht verschwinden diese wenigen langwelligen Strahlen vollständig, so daß

sie bei Anwendung mittlerer Lichtstärken vernachlässigt werden können. Zum Variieren der Helligkeit der einzelnen Farben legte ich entweder mehrere Platten gleicher Farbe übereinander, oder ich verringerte die Lichtstärke durch Auflegen von rauchgrauen Gläsern. Diese Grauscheiben lassen alle Strahlen des Spektrums unverändert hindurch. Vor meiner Lichtquelle schob ich einen quergestellten Spalt ein (Textfig. 2). Den so erhaltenen Lichtstreifen ließ ich durch Reflektion an zwei Spiegeln senkrecht durch die horizontal angebrachten, dicht aneinander stoßenden Glasplatten fallen. Auf dem Boden der oben erwähnten schwarzen Kiste entstanden also bei dieser zweiten Methode zwei gleichgroße farbige Felder, in denen das Futter ausgestreut wurde.

In der letzten Zeit untersuchte ich die Vögel vorwiegend durch Fütterung mit gefärbten Körnern. Am besten geeignet war dazu geschälte Hirse, die mit giftfreien Konditorfarben (rot, gelb, grün, blau, grau und Mischfarben) so gefärbt wurde, daß ich von jeder Farbe eine ganze Reihe von Helligkeitsabstufungen hatte.

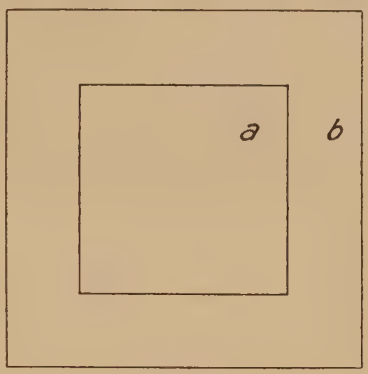


Fig. 3.

Bei den bis jetzt besprochenen Methoden prüfte ich den Farbensinn mit gefärbtem Futter. Entweder wurden die Körner selbst gefärbt, oder sie waren im farbigen Licht ausgestreut. Da wir aber nicht feststellen können, ob bei dieser Art der Untersuchung nicht irgendwelche durch die fremden Verhältnisse bedingten psychischen Zustände in Betracht kommen, suchte ich auf eine andere Weise möglichst solche Nebenwirkungen auszuschalten. Um wenigstens die durch die Fremdartigkeit der Futterfarbe gegebenen Störungen auszuschalten, benutzte ich ungefärbte Körner in farbiger Umgebung. Es sollte versucht werden, die Tiere auf bestimmte Farben zu dressieren. Wenn dies speziell bei Blau gelang, so war erwiesen, daß ein Blauerkennungsvermögen besteht. Es wurden zu diesem Zweck farbige Teller benutzt, d. h. gleichgroße quadratische Stücke aus schwarzer Pappe, die mit einem breiten Rande von farbigem oder grauem Papier umgeben waren (Textfig. 3). Auf dem mittleren schwarzen Felde wurden die Hirsekörner festgeklebt, nur bei den blau umrandeten Tellern wurden sie lose aufgestreut. Als farbige Ränder dienten mir Streifen der sog. Heringschen Farb- und Graupapiere, welche auch beim Menschen zur

Prüfung des Farbensinns benutzt werden. Man konnte auf diese Weise jede einzelne Spektralfarbe neben das ihrem farblosen Helligkeitswert entsprechende Grau legen und überhaupt durch Änderung in der Lage der verschiedenen Teller jede beliebige Kombination ermöglichen. Es galt vor allem, die Hühner so zu dressieren, daß sie nur auf dem Karton mit blauem Rand ihr Futter suchten.

### 4. Eigene Versuche.

#### a. Resultate bei bunten Vögeln.

Nachdem ich einige Vorversuche an Hühnern gemacht hatte, versuchte ich einen Ararauna in derselben Weise zu prüfen. Dieser Vogel ist bekanntlich an allen oberen Teilen und den Schwanzdecken schön blau gefärbt, während die Halsseiten und alle Unterteile hoch orangefarben sind. Der Vogel saß im Untersuchungszimmer frei auf seiner Stange. Das Spektrum wurde so entworfen, daß es auf einen kleinen schwarzen Tisch, der vor dem Tier aufgestellt wurde, fiel. Als Futter dienten bei diesen Versuchen Sonnenblumenkerne. Zunächst mußte sich der Vogel im Tageslicht daran gewöhnen, sein Futter von einer ebenen Fläche zu nehmen, was bei der Länge des Oberschnabels einige Schwierigkeiten bietet. Der Ara nimmt daher die Körner mit der Zunge auf und zerbeißt nur die Schale mit dem Schnabel. Nach 8 bis 9 Tagen hatte er in dieser Weise im Tageslicht Fressen gelernt. In weiteren 4 bis 5 Tagen wurde er daran gewöhnt, auch die in einem Spektrum liegenden Kerne als sein Futter anzusehen. Zunächst nahm er nur hier und da ein Korn, wo er gerade saß. Aber sehr bald fing er an, mit der Zunge den ganzen Tisch nach Futter abzusuchen. Diese Gewohnheit prägte sich bei den täglichen Untersuchungen immer mehr aus, so daß ich, nachdem der Vogel angefangen hatte Körner zu nehmen, das Zimmer völlig verdunkeln konnte, ohne ihn dabei am Fressen zu stören. Er suchte das Futter durch Abtasten des Tisches und der Luft mittels der Zunge und verfuhr in der gleichen Weise, wenn der Futtertisch erst dann vor ihn gestellt wurde, wenn er bereits im Dunkeln saß. Nach ganz kurzer Zeit konnte ich dann hören, wie das Tier die Sonnenblumenkerne zerbiß. Da also beim Ara unter den unnatürlichen Bedingungen der Tastsinn eine so große Rolle spielt, so konnten mir diese Versuche keinen Aufschluß über den Farbensinn des *Ararauna* geben. Dieselben Resultate erhielt ich übrigens auch bei Anwendung farbiger Glaslichter. Da sich mit diesen Methoden also nichts erreichen ließ, und die übrigen Methoden damals an Hühnern noch nicht ausprobiert waren, gab ich die Untersuchungen am *Ararauna* auf, glaube

aber, daß sich bei diesem Objekt trotz der größeren Kompliziertheit des psychischen Lebens noch manche interessante Ergebnisse erzielen ließen.

Nachdem ich an diesem Vogel ein Beispiel gehabt hatte, daß es Tiere gibt, die für Fütterungsversuche dieser Art ungeeignet sind, mußte ich leider an anderen Vögeln diese Erfahrung bestätigen.

Ich beschäftigte mich in der folgenden Zeit mit den grünen Mönch- und Wellensittichen. Diese Tiere waren aber so scheu, daß ich sie überhaupt nicht daran gewöhnen konnte, im Spektrum zu picken. Sowie das farbige Lichtband in ihren Käfig fiel, flogen sie erschreckt an die Wände des Käfigs und blieben dort angeklammert mitunter stundenlang sitzen, ohne sich wieder beruhigen zu lassen. Ganz ähnlich verhielt sich trotz oft wiederholter Versuche ein Indigofink, der seinen Namen von seinem prachtvoll stahlblauen Hochzeitskleid hat.

Etwas besser schienen zu diesen Versuchen die zierlichen kleinen Schmetterlingsfinken[1] geeignet zu sein, welche eine graue Oberseite und eine hellblaue Brust besitzen. Nach monatelanger Gewöhnungszeit gelang es endlich, die Tiere dazu zu bewegen, im Spektrum zu picken. Diese Vögel nahmen außer den Körnern im Rot, Orange, Gelb und Grün öfters auch Körner im Blau. Zu diesen Versuchen mußte ich aber das »Glanzfutter« (Leinsamen, ungeschälte Hirse) nehmen, das die Tiere auch gewöhnlich erhielten, da sie sich trotz 24stündiger Hungerzeit nicht an irgendwelches andere Futter gewöhnen ließen. Da nun aber durch die glänzenden Körner sehr viel Licht reflektiert wird, geben die Versuche mit diesen sonst sehr geeigneten Vögeln kein eindeutiges Resultat.

Eine Schweifkitta, die ich durch Fleischfütterung im Spektrum prüfen wollte, ging mir leider nach ganz kurzer Zeit ein, so daß ich auch hier keine genügenden Beobachtungen machen konnte.

Diesen bisher erwähnten Vögeln ist gemeinsam, daß sie zu Fütterungsversuchen, die genaue Angaben über das Sehen und zwar das Farbensehen geben sollen, aus verschiedenen Gründen nicht geeignet sind. Denn eine erste Vorbedingung für die Erzielung eindeutiger Ergebnisse ist, daß bei den Versuchsvögeln die Nahrungsaufnahme ausschließlich durch den Gesichtssinn geleitet wird. Ferner müssen die Tiere an Futter jeder Art gewöhnt werden können, nicht an eine bestimmte Futtersorte gebunden sein. Außerdem dürfen sie nicht zu

[1] Ganz neuerdings hat auch Hess diesen Vogel bei seinen Untersuchungen über die Pupillarreaktion benutzt und bei ihm dieselben Werte wie bei den anderen von ihm untersuchten Tagvögeln erhalten.

sehr durch eine fremdartige Umgebung beeinflußt werden, so daß sie wenig oder gar nicht picken. Aus allen diesen Gründen sind meiner Ansicht nach Hühner am besten für wirklich einwandfreie Untersuchungen geeignet.

### b. Versuche bei Hühnern.

Selbst bei Tauben war es mir nicht gelungen, Beobachtungen zu erlangen, bei denen wirklich alle Nebenumstände ausgeschlossen waren. Daß bei Hühnern der leitende Faktor bei der Nahrungsaufnahme der Gesichtssinn ist, läßt sich durch die Lichtsinnprüfung der Tiere nachweisen. Es liegen hierüber eine Reihe von Beobachtungen vor, von Hess (25) und auch von Igersheimer und Verzàr (37), welche speziell Änderungen des Lichtsinns bei Vergiftungen feststellten. Bei allen diesen Lichtsinnprüfungen handelt es sich darum, den niedrigsten Wert der Beleuchtungsstärke zu bestimmen, bei dem die Tiere eben noch die Futterkörner nehmen. Zu diesem Zweck müssen vor Beginn der Versuche die Hühner einige Zeit hindurch dunkel adaptiert werden, indem sie $^1/_2$ bis 1 Stunde vorher in das völlig dunkle Untersuchungszimmer gebracht werden; sodann werden auf einem mattschwarzen Tisch die Körner (Reis) ausgestreut und von oben her durch eine Lichtquelle beleuchtet, deren Intensität durch Regulierung einer Irisblende verändert werden kann. Wenn das Tier nun angefangen hat zu picken, wird die Blendenöffnung so lange ganz allmählich verkleinert, bis das Huhn aufhört, Körner zu nehmen. Durch mehrmalige Wiederholung lassen sich ziemlich genaue Werte erreichen. Trotzdem also in diesem Fall das Tier gesehen hat, daß Futter vor ihm liegt, hört es bei einer gewissen Lichtstärke auf zu picken, da es die Körner nicht mehr sieht. Diese Versuche beweisen infolgedessen deutlich, daß die Hühner bei der Nahrungsaufnahme nur durch den Gesichtssinn geleitet werden. Ein weiterer Vorteil der Hühner ist, daß sie infolge ihrer weitgehenden Domestikation an jede Art von Nahrung gewöhnt sind. Außerdem zeigen sie nach ganz kurzer Zeit keine Scheu mehr, wenn sie auch in das Untersuchungszimmer gebracht werden.

Die Bedingungen, um einwandfreie Beobachtungen machen zu können, sind natürlich, daß die Tiere vor dem Versuch nicht gerade gefüttert worden sind. Aber andererseits dürfen sie nicht zu lange gehungert haben, da die Tiere nach meinen Erfahrungen auch in diesem Fall unlustig zum Picken bei den Versuchen sind, vielleicht, weil der lange Aufenthalt im Käfig störend wirkt. Deshalb wählte ich gern zu diesen Untersuchungen die frühen Vormittagsstunden, besonders 6 bis

7 Uhr morgens, die zu diesen Untersuchungen am besten geeignet waren.

Schon ehe ich anfing, die vorhin besprochenen bunten Vögel zu untersuchen, hatte ich an einigen Hühnern Fütterungen im Spektrum vorgenommen. Nach einigen vergeblichen Versuchen, bei denen die Tiere gar nicht oder ganz vereinzelt Körner im Spektrum nahmen, fingen sie beim vierten oder fünften Male an, alle Reiskörner vom äußersten Rot bis zum Grünblau zu nehmen, und zwar pickten sie zuerst im Orange, Gelb, dann im Rot und Grün. Alle Körner im Blau ließen sie unberührt; selbst wenn der langwellige Teil des Spektrums abgeblendet wurde, nahmen die Hühner die wenigen Körner, die im Grün noch sichtbar waren, aber kein Korn im Blau und Violett. Diese Ergebnisse entsprechen zunächst vollkommen denjenigen von Hess.

Von den drei Hühnern, die ich zuerst nur zum Vergleich mit bunten Vögeln hatte, zeigte aber bald ein Tier, das ich besonders häufig benutzte, auffallende Abweichungen von diesem Verhalten.

Ich möchte deshalb hier auszugsweise das Protokoll über dieses Huhn wiedergeben:

Tier III, kleines Landhuhn, schwarz mit wenigen weißen Federn. Fütterungsversuche im Spektrum. Das Licht fällt horizontal auf eine etwas schräggestellte schwarze Fläche auf. In der Zeit vom 6. 1. 14 bis 9. 1. gewöhnt sich das Tier daran, überhaupt im Spektrum nach den Reiskörnern zu picken.

10. 1. 14. Das Tier fängt im Orange bis Gelb an zu picken, nimmt dann alle Körner vom äußersten Rot bis zu einer scharfen Grenze zwischen Grün und Blau. Bei mehrmaliger Wiederholung am gleichen Tage stets dasselbe Resultat.

11. 1. Das Tier nimmt sofort alle Körner vom Rot bis Grünblau, daneben aber auch einige Körner im Hellblau (Folge der beginnenden Dunkeladaptation?).

12. 1. Das helladaptierte Tier pickt ohne Zögern alle Körner vom roten Ende bis zum Hellblau einschließlich. Im Dunkelblau und Violett pickt es nicht.

14. 1. vormittags. Das Tier nimmt alle Reiskörner vom äußersten Rot bis einschließlich Hellblau, ohne Körner im Dunkelblau und Violett zu nehmen. Der Versuch wird fünfmal hintereinander wiederholt, nachdem jedesmal die Körner frisch im Spektrum ausgestreut sind. Es ergibt sich stets dasselbe Resultat.

14. 1. nachmittags. Nachdem das Tier zunächst wie am Morgen

auch alle Körner im Hellblau genommen hat, pickt es im Dunkelblau und läßt nur die Körner im Violett unbeachtet.

17. 1. Nach zweitägiger Unterbrechung wird das Tier wieder in gleicher Weise geprüft. Zuerst wird der langwellige Teil des Spektrums abgeblendet, um nochmals festzustellen, daß nicht bloß die geringe Helligkeit des kurzwelligen Abschnittes des Spektrums gegenüber der bedeutend größeren Intensität der roten, orange, gelben und grünen Strahlen bewirkt, daß das Tier die Körner im Blau und Violett liegen läßt. Das eben aus dem Hellen hereingebrachte Huhn pickt sofort alle Körner im Grün, von dem noch ein schmaler Streifen sichtbar war, dann einzelne Körner im Blau und Violett. Bei der Wiederholung wurde das ganze Spektrum sichtbar gemacht. Das Tier nimmt jetzt alle Körner vom roten Ende bis zum Blaugrün und den größten Teil der Reiskörner im Blau und Violett. In der folgenden Zeit erhielt ich bei jeder Untersuchung dieses Tieres dasselbe Resultat. Dann setzte ich mit den Versuchen bei den Hühnern aus für 4 bis 5 Wochen, da ich in dieser Zeit den *Ararauna* so im Untersuchungszimmer hängen hatte, daß ich andere Vögel gleichzeitig nicht vornehmen konnte. Inzwischen hatte ich dann auch die Versuchsanordnung in der oben beschriebenen Weise so geändert, daß das Spektrum senkrecht von oben auf eine horizontale Fläche fiel. Huhn III prüfte ich erst wieder nach 5 Monaten.

Am 24. 6. fand ich, daß das Tier zunächst wieder alle Körner vom roten Ende an bis zum Hellblau hin pickte. Aber nach wenigen Minuten fing es an, alle Körner im Dunkelblau und Violett zu nehmen. Nachdem es sämtliche Körner gefressen hatte, nahm ich es heraus aus der Kiste, legte einige Körner im Dunkelblau und Violett hin, und erst dann setzte ich das Tier wieder vor das Spektrum. Sofort pickte das Huhn ganz sicher alle diese Körner, ohne eins liegen zu lassen.

25. 6. Das Tier pickt alle Körner im ganzen für mich sichtbaren Spektrum. Über die Enden des Spektrums hinaus pickt das Tier niemals, es nimmt also weder Körner im Ultrarot noch im Ultraviolett, trotzdem dort auch Körner ausgestreut sind.

Das gleiche Resultat erhielt ich auch, wenn ich die Intensität des Spektrums durch rauchgraue Gläser schwächte. Ich konnte die Lichtstärke der blauen Strahlen so weit herabsetzen, daß für mich, nach längerer Dunkeladaptation, die Körner nur eben noch sichtbar, aber ausgesprochen blau waren. Trotzdem nahm das Tier ganz sicher die einzelnen Körner im Blau und Violett.

Nachdem ich dieses Ergebnis bei dem einen Tier erhalten hatte, prüfte ich eine größere Zahl von Hühnern, ungefähr 30, in gleicher

Weise. Im Laufe der Untersuchungen erhielt ich noch eine Zahl von Beweisen dafür, daß die Hühner tatsächlich die Körner im Blau sehen.

Tier IX, dunkelbraunes Küken, Italienermischung, ungefähr 8 Tage alt.

Das Tier wurde stets bei senkrecht von oben auffallendem Spektrum geprüft.

Nach einigen Tagen der Eingewöhnung nimmt das Küken am 18. 6. alle Körner im Rot, Orange, Gelb und Grün. Im Blau pickt es nicht.

23. 6. Das Tier pickt zuerst wie am 18. 6. Nach kurzer Zeit aber außerdem auch im Hellblau; keine Körner werden im Dunkelblau und Violett genommen.

24. 6. Zu Beginn des Versuches dasselbe Resultat wie am 23. 6. Es werden aber diesmal nicht wieder Körner im langwelligen Teil nachgestreut, sondern das Spektrum bleibt unverändert so längere Zeit stehen. Nach 10 bis 15 Minuten fängt das Tier spontan an, zunächst einige Körner im Dunkelblau zu picken, dann wendet es schließlich sich auch dem Violett zu. Nach weiteren 10 Minuten hat also das Tier alle Körner vom äußersten Rot bis zum äußersten Violett genommen. Werden jetzt nochmals im ganzen Spektrum Körner gestreut, so pickt sie das Tier, von Gelb anfangend bis zu den Grenzen des für mich sichtbaren Spektrums.

Dasselbe Resultat konnte ich von jetzt an jedesmal erhalten. Hin und wieder kam es dabei vor, daß, da ja das Licht von oben her einfiel, einzelne Körner in den Schatten des Kopfes des Huhnes kamen, wenn es gerade danach picken wollte. Sofort zog dann das Tier den Kopf zurück; dadurch konnte es die Körner wieder sehen, pickte nochmals danach, und so konnte ich dieses Spiel mehrmals wiederholen, bis das Tier endlich das Reiskorn bekommen hatte. Diese Beobachtung konnte ich oft machen, wenn ich nur einzelne Körner im kurzwelligen Teil des Spektrums ausgestreut hatte. Auch aus dieser Tatsache geht zweifellos hervor, daß die Körner im Blau wahrgenommen werden.

Außerdem zeigt ein Vergleich dieses Protokolles von Tier IX mit Tier III, daß die Richtung des Lichteinfalles keineswegs gleichgültig für diese Untersuchungen ist. Bei einem anderen Tier konnte ich das noch viel deutlicher sehen.

Tier VII, ein hellbraunes Küken, Italienermischung, war ungefähr 14 Tage lang bei horizontal auffallendem Licht geprüft worden. Es hatte in dieser Zeit niemals Körner im Blau und Violett gepickt. Als es vor das senkrecht von oben einfallende Spektrum gesetzt wird, nimmt

es sofort alle Körner vom äußersten Rot bis Hellblau einschließlich. Einige Tage später, bei der nächsten Untersuchung, nimmt das Tier auch die Körner im Dunkelblau, so daß nur im Violett noch Körner liegen bleiben. Beim darauffolgenden Male nimmt das Küken nach ganz kurzer Zeit alle Körner im ganzen Spektrum. Auch nachdem ich durch Rauchgläser die Lichtstärke des Spektrums herabgesetzt habe, pickt das Tier sowohl im Blau als auch im Violett. Öfters ließ sich dabei mit Sicherheit beobachten, wie es nach den einzelnen Körnern pickt, sie also sehen muß.

Noch deutlicher geht dieser Unterschied zwischen den beiden Arten des Spektrums hervor aus Versuchen an Hühnern, die bereits im ganzen Spektrum pickten.

Sowohl wenn ich diese Vergleiche an verschiedenen Tagen oder an demselben Tage anstellte, konnte ich eine auffallende Differenz beobachten. Als Beispiel möge hier Tier XII, ein junges, ganz schwarzes Huhn, unbekannter Abkunft, dienen. Das Tier nahm bei senkrecht von oben her einfallendem Licht alle Körner vom roten bis zum violetten Ende; auch nachdem Graugläser vorgesetzt worden waren. Nach dieser Prüfung setzte ich das Huhn vor die im horizontal auffallenden Spektrum ausgestreuten Reiskörner. Jetzt pickte das Tier aber nur vom Rot bis zur Grenze zwischen Hell- und Dunkelblau. Um zu beweisen, daß nicht etwa verringerte Freßlust der Grund zu dieser Verschiedenheit war, untersuchte ich das Tier nochmals in der ersten Weise, mit demselben Erfolg, das jetzt alle Körner im ganzen Spektrum genommen werden.

Nachdem so zweifellos bewiesen ist, daß die Anordnung des Spektrums großen Einfluß auf diese Versuche hat, mußte ich durch andere Methoden noch völlig sicherstellen, daß die Hühner im Blau sehen. Nach den bisherigen Resultaten mußte ich annehmen, daß die Tiere allmählich »lernen«, die blauen Körner zu picken. Es handelt sich aber hierbei keineswegs um ein zufälliges Picken der blauen Körner, sondern um ein tatsächliches Wahrnehmen. Fänden nämlich die Hühner den Reis in dem kurzwelligen Teil des Spektrums nur dadurch, daß sie auf ihrem Futtertisch nach weiteren Körnern suchten, wenn sie den einen Teil genommen haben, so würden sie wohl ebenfalls die Körner im Ultrarot und Ultraviolett picken. Das aber habe ich in keinem einzigen Falle beobachtet. Um andererseits zu vermeiden, daß die Körner im Spektrum in einer fortlaufenden geraden Linie angeordnet sind, habe ich oft bei jedem Tier sowohl in den langwelligen als besonders aber in den kurzwelligen Strahlen ungeordnet vereinzelte Kör-

ner hingelegt, die überall im Spektrum gleich sicher von dem Tier gepickt werden.

Durch eine zufällige Beobachtung wurde mir das Verhalten der Hühner den blauen Körnern gegenüber viel deutlicher.

Ich hatte Tier X, ein hellgraues Küken, das vielleicht 14 Tage bis 3 Wochen alt war, am 8. 7. 14 mit buntgefärbten Hirsekörnern gefüttert. Das Tier hatte rote, gelbe, grüne und blaue Körner in verschiedenen Helligkeitsabstufungen gepickt. Als ich nun am 9. 7. das Tier im Spektrum prüfte, nahm es nach einiger Zeit alle Körner im ganzen Spektrum. Ich streute dann nochmals Körner hin und verringerte die Lichtintensität bedeutend durch Vorsetzen des dunkelsten Grauglases. Aber trotzdem nahm das Küken wieder alle Körner vom Rot bis zum äußersten Violett.

Am 10. 7. pickt das Tier ebenfalls wieder im ganzen Spektrum, fängt dabei sogar einige Male im Blau an.

Diese letzte Beobachtung, daß die Hühner schließlich da anfangen zu picken, wo sie gerade stehen, hatte ich schon öfters gemacht. Hatten die Tiere erst einmal auch alle Körner im Blau genommen, so fingen sie mit dem Picken im Grün oder Hellblau ebensogut wie im Orange und Rot an. Aber ich hatte bis dahin noch niemals gesehen, daß Hühner bei dem ersten Male einer Fütterung im Spektrum gleich alle Körner im ganzen Spektralbereich nehmen, wie dies bei dem Hühnchen X der Fall war. Fast immer bedurfte es einer langsamen Gewöhnung von 2 bis 3 Tagen, damit die Tiere überhaupt nur einige Körner bei diesen Versuchen pickten. Um so mehr war ich erstaunt, diese Beobachtung machen zu können. Da ich mit dem Küken noch keinen anderen Versuch, als die Fütterung mit bunten Körnern bei Tageslicht vorgenommen hatte, mußte ich hierin die Erklärung suchen. Ich mußte annehmen, daß Tiere, die an bunte, künstlich gefärbte Körner gewöhnt worden waren, leichter im Spektrum die bunten Reiskörner als Futter erkennen als die anderen Tiere. Deshalb prüfte ich in dieser Weise noch eine ganze Reihe von Tieren. So hatte ich z. B. Tier XIX, einen kleinen Italienerhahn, von Mitte Oktober an hin und wieder mit dieser gefärbten Hirse gefüttert. Am 20. 11. ließ ich ihn nochmals blaue Körner vorwiegend picken. Als ich ihn dann 1 Stunde später zum ersten Male am Spektrum prüfte, nahm er nach wenigen Minuten der Dunkeladaptation alle Körner ohne Zögern. Das Verdunkeln des Spektrums durch Graugläser beeinflußte das Resultat nicht.

So konnte ich leicht bei allen in der genannten Weise vorbehandelten Tieren erreichen, daß sie gleich bei der ersten Fütterung im Spek-

trum auch die blauen Körner pickten, indem ich sie bie Tageslicht daran gewöhnte, bunte, auch blaue Hirsekörner zu fressen.

Nachdem ich durch alle diese Beobachtungen festgestellt hatte, daß blaue Strahlen von dem Vogelauge wahrgenommen werden, mußte noch die Frage beantwortet werden, ob auch die Farbe als solche oder nur als Helligkeitswert auf das Sehorgan optisch wirkt. Hess kam nach seinen Versuchen zu dem Schluß, daß die Tagvögel eine Verkürzung am blauen Ende des Spektrums haben. Infolgedessen nimmt er an, daß »bei etwas weniger hellem Licht, bei dem wir aber immer ein schönes Blau sehen, dieses den Vögeln mit verkürztem Spektrum nur als schwach-bläuliches Grau bzw. reines Grau erscheint«[1].

Ich versuchte deshalb in ähnlicher Weise, wie sie Hess angibt, durch farbige Glaslichter Gleichungen für das Farbensehen der Hühner aufzustellen, d. h. festzustellen, ob die Vögel zwischen gleichhellen Farben untereinander oder zwischen einer Farbe und dem gleichhellen Grau einen Unterschied machen. Diese Methode ließ ich aber nach einiger Zeit als ungenügend fallen, denn der Versuch zeigte, daß sich die Vögel erst an das Blau gewöhnen mußten und daß sie, wenn sie einmal soweit waren, daß sie auch blaue Körner aufnahmen, überhaupt keinen Unterschied mehr zwischen verschiedenen Farben und verschiedenen Helligkeitsstufen machten, falls die Unterschiede der letzteren nicht sehr groß waren. Vielmehr fing das einmal gewöhnte Tier da an, nach den Körnern zu picken, wo es gerade stand.

Wesentlich besseren Aufschluß über die farbige Wirkung der blauen Strahlen auf das Auge des Huhnes erhielt ich durch die Versuche mit den farbigen Hirsekörnern: Werden den Hühnern bei Tageslicht auf mattschwarzem Grund nebeneinander ungefärbte, sowie graue und bunt gefärbte Körner geschälter Hirse vorgelegt, so nehmen sie zuerst die ungefärbten gelblichen Körner, dann alle grauen Körner. Nach einiger Zeit picken sie auch die gelben gefärbten, dann die roten und die grünen Körner. Nur die blauen lassen sie unberührt liegen. Erst wenn man die Tiere gewaltsam mit blauen Körnern gefüttert hat, fangen sie an, auch diese zu nehmen. Dabei ist aber auffallend, daß sie erst die ganz dunkelblauen Körner nehmen und die leuchtend hellblauen bis ganz zuletzt lassen. Daß nun blaue und graue Körner scharf unterschieden werden, zeigten mir folgende Beobachtungen: Zwischen eine bestimmte Zahl grau gefärbter Hirsekörner von allen Helligkeits-

[1] Vergleichende Physiologie des Gesichtssinns 1912 (32).

abstufungen legte ich eine abgezählte Menge blauer Körner, die ebenfalls alle Übergänge vom Hellblau bis zu einem ganz dunklen Blau aufwiesen. Aus diesem Gemisch sucht ein Huhn, das noch nicht blaue Körner gepickt hat, ohne einen Fehler alle grauen Körner heraus, wodurch bewiesen wird, daß sie einen Unterschied zwischen Blau und Grau machen, also die Farbe erkennen. Denn würden Tiere die blaue Farbe als solche nicht erkennen, so müßte doch unter den verschiedenen Abstufungen von Grau eine oder die andere vorhanden sein, die mit den uns blau erscheinenden Körnern verwechselt werden könnte.

Bei diesen Versuchen mit den bunten Körnern konnte ich noch eine interessante Beobachtung machen. Einige Male ließ ich das Huhn, das zum ersten Male auf diese Weise geprüft wurde, so lange vor dem schwarzen Karton, auf dem nur noch blaue Körner lagen, sitzen, bis das Tier schließlich von selbst anfing, nach den blauen Körnern zu picken. Dabei nahm es aber nur die Körner mit dem Schnabel auf und warf sie zur Seite, ohne sie zu fressen. Es geht auch daraus hervor, daß das Huhn die blauen Körner sieht, zugleich aber ergibt sich, daß erst eine gewisse Scheu überwunden werden muß.

Aus allen diesen Versuchen darf man mit einiger Sicherheit entnehmen, daß das Fressen oder Nichtfressen von blauem Futter bei den Hühnern noch durch andere Faktoren als nur durch den Gesichtssinn beeinflußt wird. Daher versuchte ich in der früher mitgeteilten Weise die Färbung des Futters selbst auszuschalten.

Das gelang mir auch dadurch, daß ich die Körner auf bunt umrahmte Pappstücke mit schwarzem Mittelfeld ausstreute. Das Tier wurde darauf dressiert, daß nur auf dem Karton mit blauem Rand die Körner lose ausgestreut waren, bei allen andersfarbigen und bei den grauen aber festgeklebt waren. Innerhalb kurzer Zeit lernten die Tiere mit Sicherheit ihre blauen Futterteller unter den anderen herausfinden, trotzdem die Lage und auch die Reihenfolge jedesmal verändert wurden. Es kam dabei keine Verwechslung von Blau mit anderen Farben oder mit gleichhellen Graupapieren vor.

Dieser Versuch zusammen mit den anderen beweist, daß blaue und violette Strahlen eine Farbenwirkung auf das Auge der Hühner haben. Die Ausdehnung des Spektrums ist für die Hühner ebensogroß wie für das menschliche Auge im gleichen Adaptationszustand, und zwar werden blaue Strahlen nicht nur als Helligkeitsreize wahrgenommen, sondern in gleicher Weise wie vom farbentüchtigen menschlichen Auge von den anderen Farben und von allen Grauabstufungen unterschieden.

### 5. Vergleich mit den Hessschen Versuchen.

Es fragt sich nun, wie die Verschiedenheit in den Beobachtungen von Hess und meinen eigenen zu erklären ist. Da ein prinzipieller Unterschied in der Ausführung der Versuche nicht vorhanden ist, die Resultate aber doch sehr voneinander abweichen, nehme ich an, wie bereits erwähnt, daß die Tiere bei den Fütterungsversuchen noch durch andere Faktoren als nur durch den Gesichtssinn beeinflußt werden.

Nach dem Verhalten der Hühner, den gefärbten blauen Körnern gegenüber muß ich schließen, daß hier eine Gewöhnung der Tiere an blaues Futter, bzw. der Wegfall einer gegen das fremdartige blaue Futter bestehenden Abneigung vorliegt. Sobald die Hühner gelernt haben, auch in den blauen Hirsekörnern ihr Futter zu erkennen, nehmen sie ohne Zögern die durch die kurzwelligen Strahlen des Spektrums blau gefärbten Körner. Bei der Fütterung mit der bunten Hirse läßt sich ja, wie ich bereits oben erwähnte, eine »Abneigung« gegen die Körner, die ganz allgemein lebhafter gefärbt sind, beobachten. Außerdem konnte ich ganz deutlich feststellen, daß junge Tiere viel leichter lernen, blaue Körner zu picken, als alte Tiere; wie überhaupt die kleineren Hühner vielmehr geeignet sind zu diesen Versuchen als die ausgewachsenen Hühner oder Hähne.

Wenn nun diese Vögel erst gelernt haben, blaue Körner als Futter anzusehen, zeigen sie bei den Farbenprüfungen ein gleiches oder ähnliches Verhalten wie der farbentüchtige Mensch.

Daß Hess diese Ergebnisse bei den Fütterungen im Spektrum nicht erhalten hat, liegt vielleicht zum größten Teil an seiner Versuchsanordnung, indem die Dunkeladaptation der Tiere bei horizontal auffallendem Spektrum wesentlich beeinträchtigt wird, und daher die Tiere die Körner im dunkelsten Teil des Spektrums, also im Blau, nicht zu erkennen vermögen. Die Vergleiche, die ich in diesem Sinne bei meinen Tieren anstellte[1], insbesondere die Tatsache, daß sogar die an Blau gewöhnten Tiere bei Anwendung des horizontalen Spektrums die Körner im Blau liegen ließen, bilden einen deutlichen Hinweis darauf, daß tatsächlich der Einfluß der Dunkeladaptation bei diesen Versuchen ein sehr großer ist. Daß es sich aber bei den Beobachtungen, die ich über das Verhalten der Tiere blauen Strahlen gegenüber machen konnte, nicht um zufällige, individuelle Befunde handelt, schließt erstens die große Zahl meiner Versuchstiere, es waren ungefähr 30, aus. Ferner konnte ich die Versuche im Spektrum dadurch kontrollieren, daß ich

[1] Vgl. oben S. 16.

sie außer in meinem Arbeitszimmer im Zoologischen Institut auch mit anderer Lichtquelle und anderem, nicht gradsichtigem Schwefelkohlenstoffprisma in der Universitäts-Augenklinik anstellte. Sowohl mit denselben Tieren als auch mit neuen Hühnern, die ich im Zoologischen Institut noch nicht untersucht hatte, erhielt ich ausnahmslos dieselben Resultate.

Als Hauptstütze für seine früheren Angaben bringt Hess in seiner letzten Arbeit die Ergebnisse der Pupillenmessung bei verschiedenfarbiger Belichtung. In der geschichtlichen Einleitung habe ich bereits seine Beobachtungen erwähnt. Hess führt die geringe optische Wirkung ebenso wie die niedrigen pupillomotorischen Werte blauer Lichter auf das Tagvogelauge zurück auf die Einlagerung farbiger Ölkugeln in die Zapfen der Vogelretina. Auf diese Verhältnisse werde ich im zweiten Teil dieser Arbeit ausführlich zu sprechen kommen. Hier handelt es sich nur um die Frage, ob bei den Hühnern die Pupillenreaktion bei Belichtung mit Strahlen verschiedener Wellenlänge einen Rückschluß auf die Wahrnehmung dieser Strahlen gestattet.

Wenn das »pupillomotorische Centrum« (besser: Aufnahmeorgan) der Vogelnetzhaut in den Zapfenaußengliedern liegt, wie Hess annimmt, so ist schwer erklärlich, weshalb blaue Strahlen einen so hohen Reizwert auf die Pupille gerade des Nachtvogelauges im Gegensatz zum Tagvogelauge ausüben, wie dies aus der S. 4 angeführten Tabelle hervorgeht. Denn in der Retina der Eulen usw. finden sich im Vergleich zur Tagvogelnetzhaut nur sehr wenige Zapfen; und der Mehrzahl dieser Zapfen ist noch dazu eine gelbe Ölkugel eingelagert, die blaue Strahlen absorbiert, also von der Reception abhält. Man müßte also umgekehrt erwarten, daß der pupillomotorische Reizwert bei den Nachtvögeln ein sehr geringer ist, während er bei den Tagvögeln ganz wesentlich größer sein müßte, da bei ihnen nicht bloß die Zahl der Zapfen selbst, sondern ganz besonders auch die Zahl derjenigen Zapfenkugeln, die alle Strahlen hindurchlassen, ungleich größer ist. Kurz, die Verhältnisse für Tag- und Nachtvögel müßten gerade umgekehrt liegen, als Hess sie angibt.

Wenn überhaupt die Einlagerung farbiger Ölkugeln einen so großen Einfluß auf die Pupillenreaktion des betreffenden Auges haben soll, so müßten bei Schildkröten, die ganz ähnliche Verhältnisse wie die Tagvögel zeigen, auch annähernd gleiche Änderungen der Pupillenweite bei verschiedenfarbiger Belichtung nachzuweisen sein. Aber bei den Schildkrötenaugen konnte Hess, obwohl in der Retina dieser Tiere bis jetzt nur Zapfen nachgewiesen sind, bei Belichtung mit langwelligen

Strahlen ebensowenig wie mit kurzwelligen eine merkliche Lichtreaktion der Pupille auslösen. Für langwellige, rote, orange und gelbe Strahlen bieten die Ölkugeln doch kein Hindernis, so daß diese Strahlen sehr wohl zu dem, nach Hess in den Zapfenaußengliedern gelegenen pupillomotorischen Centrum gelangen könnten.

Ich glaube daher nicht, daß die Resultate der Pupillenreaktion allein den widersprechenden Ergebnissen meiner Versuche gegenüber die »relative Blaublindheit« der Tagvögel beweisen können. Ich nehme deshalb an, daß die verschiedenen Farben vom Tagvogel, zweifellos aber wenigstens vom Huhn, in gleicher Weise wahrgenommen werden wie vom farbentüchtigen Menschen.

Um das Verhalten der anderen Tagvögel den Strahlen verschiedener Wellenlänge gegenüber zu prüfen, müßten, wie ich glaube, andere Methoden als die der Fütterung mit gefärbten Körnern benutzt werden. Ich wollte in diesem Zusammenhang ursprünglich auch das Verhalten von Vögeln, die durch Schmuckfärbung ausgezeichnet sind, zu ihren Artgenossen, die künstlich anders gefärbt wurden, beobachten. Hier liegen aber so große Schwierigkeiten vor, daß lange Vorarbeiten nötig sind, um auf diesem Wege eindeutige Resultate zu erhalten. Denn es würde beispielsweise ein feindliches Verhalten eines Männchens gegen ein künstlich gefärbtes Weibchen derselben Art, oder auch umgekehrt, nicht beweisen, daß der Artgenosse nicht erkannt wird. Es könnte hier z. B. der Geruch oder die durch die fremde Farbe herbeigeführte Störung des Reizkomplexes als eines Ganzen, also ein psychisches Moment, eine Rolle spielen. Ferner kennen wir wohl noch nicht alle die Unterscheidungsmerkmale, an denen Vögel ihre Artgenossen aus einer großen Zahl verschiedener Arten herausfinden, so daß im Fall des Erkennens eines künstlich gefärbten Artgenossen kein Rückschluß auf einen (mit bezug auf Blau) unvollständigen Farbensinn gemacht werden kann. Aus diesen Gründen habe ich meinen ersten Plan, nämlich durch Farbensinnprüfung der Vögel eine Grundlage zu der Frage der sexuellen Zuchtwahl zu erhalten, aufgeben müssen, bis ich Methoden zur Verfügung habe, die die Mitwirkung anderer Faktoren außer dem Gesichtssinn ausschließen.

## B. Die farbigen Ölkugeln der Vogelretina; systematische und embryologische Beobachtungen.

### 1. Geschichtliches.

Wie ich bereits im ersten Teil meiner Arbeit erwähnte, führt Hess die von ihm festgestellte Verkürzung des Spektrums am blauen Ende

für das Tagvogelauge auf das Vorkommen lebhaft gefärbter Ölkugeln in den Zapfen dieser Vögel zurück.

Nachdem ihr Vorhandensein zuerst nachgewiesen wurde durch die Arbeiten von Hannover (19), Pacini (57) und Vintschgau (69), gab H. Müller (49) die ersten genauen Angaben über die Lage und Verteilung dieser Gebilde. Er wies nach, daß nur in den Zapfen der Tagvogelretina bunte, rote, orange, gelbe und schwach gefärbte, stärker lichtbrechende Kugeln vorkommen. Diese Fetttropfen liegen jedesmal an der Grenze von Innen- und Außenglied. Über die Verteilung dieser farbigen Ölkugeln und über ihr Verhalten zu den Spektralfarben geben zwei Arbeiten von Waelchli (70, 71) genaue Auskunft. Er beschreibt seine Untersuchungen an den Netzhäuten von Hühnern, Tauben und Finken. Es lassen sich bei diesen 3 Vogelspezies im großen und ganzen 4 Typen von farbigen Kugeln unterscheiden:

»1) Rote Kugeln, die in der ganzen Retina vorkommen. Sie haben überall wesentlich die gleiche Farbe und zeigen niemals Übergänge zu orangenen. Nach der mikrospektralanalytischen Untersuchung lassen sie nur Rot und etwas Orange hindurch.

2) Orange, beim Hahn mehr gelbe Kugeln, die ebenfalls allerwärts in der Retina liegen. Auch sie haben keinerlei Übergänge, weder zu den grünen, noch zu den roten.

3) Große grüne Kugeln, die vielerlei Nuancen zwischen Gelbgrün und Reingrün, selbst Bläulichgrün zeigen. Im ganzen sind diese Kugeln etwas blaß, beim Hahn mit deutlicher Beimischung von Gelb. Sie absorbieren namentlich Indigoblau und Violett sehr merklich. Längere Zeit dem Licht ausgesetzt erblassen sie etwas, eine Eigenschaft, die wir bei den roten und orangenen nicht bemerkten. Sie kommen in der Macula nicht vor.

4) Die »farblosen« oder schwach gefärbten Kugeln sind, wenn farbig, meist sehr blaß grünlich. Sie zeigen jedoch auch viele Übergänge von blaß Gelbgrün, Blaugrün und Blau zum Farblosen. Diese Kugeln kommen ebenfalls überall in der Retina vor.« Da nicht alle Zapfen der Vogelretina gleichlang sind, liegen die Ölkugeln nicht alle in einer Ebene. Über die Tiefenverteilung der Kugeln macht Waelchli folgende Angaben: »Im peripheren Teil der Retina liegen am weitesten nach außen, der Chorioidea zu, die großen, grünen Kugeln; ihnen folgen die roten, diesen die orangenen, mit welchen letzteren ungefähr im selben Niveau, vielleicht etwas mehr nach innen, die kleinen, schwachgefärbten liegen.

Im »roten Felde« ändert sich die Tiefenverteilung beträchtlich.

So haben wir beispielsweise bei der Taube, von außen beginnend, eine Lage orangene, darauf folgen nach innen die roten Kugeln, auf diese eine zweite Lage orangener, worauf kleine grünliche die innerste Lage farbiger Kugeln bilden.

Beim Hahn und Finken sind die am weitesten nach außen gelegenen die grünlichen Kugeln; ihnen folgen die roten, diesen grüne und schwachgefärbte (beim Hahn auch die farblosen), und die innerste Schicht bilden die orangenen.

In der Macula liegen die farbigen Kugeln alle ungefähr im selben Niveau, oder die Höhendifferenz ist doch so gering, daß sie sich nicht deutlich mit der Mikrometerschraube bestimmen läßt.«

Diese Angaben sind bis jetzt grundlegend für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet gewesen. Es sind noch eine Reihe von Angaben über das Vorkommen der farbigen Ölkugeln bei verschiedenen Vögeln gemacht worden; allerdings geben die meisten Autoren nur die Farbe der Kugeln an, ohne ihre Durchlässigkeit für farbiges Licht zu untersuchen. Kühne (41—43) fand bei einer Gabelweihe (*Milvus milvus* L.) und einem Adler, dem Aguya (*Heteroaëtus melanoleucus*), im wesentlichen dieselben 4 Arten, wie sie Waelchli beschrieben hatte. Er fand zwar bei dem Aguya neben rubinroten Kugeln noch brandrote, die als besondere Gruppe von ihm bezeichnet werden. Nach meinen eigenen Erfahrungen glaube ich aber annehmen zu dürfen, daß es sich hier um eine postmortale Farbenveränderung handelt. Das Tier wurde zum Zweck der Untersuchung nach dem Tode von Hamburg nach Heidelberg geschickt. Diese Zeit genügt aber wohl vollauf, um starke Veränderungen in der Retina hervorzurufen. Ich bin deshalb der Meinung, daß diese brandroten Kugeln identisch sind mit den rubinroten, die bei allen Tagvögeln vorkommen. Außerdem hat Kühne aber auch verschiedene Nachtvogelnetzhäute auf das Vorkommen von Ölkugeln untersucht. Er fand, daß die lebhaft bunten Kugeln völlig fehlten. In der Retina der Schneeeule (*Nyctaëtos lacteus* = *Nyctea nyctea* L.), der Schleiereule (*Strix flammea* L.), des amerikanischen Uhu (*Bubo virginianus* Gm.) und des Waldkauzes (*Syrnium aluco* L.) fand er ausschließlich mehr oder weniger intensiv gelb gefärbte Zapfenkugeln neben einer geringen Zahl farbloser bis grünlichblauer Kugeln. Die Zahl der Zapfenkugeln ist bei den Nachtvögeln, der geringen Zahl der Zapfen überhaupt entsprechend, bedeutend geringer als in der Tagvogelretina.

Dobrowolsky (11, 12) beobachtete aber, im Gegensatz zu Kühne, bei Strix (= *Syrnium aluco*) schwach rot gefärbte Kugeln. Diese An-

gabe ist nach ihm aber durch keinen weiteren Befund gestützt worden, denn auch HESS (32) konnte bei Nachtvögeln (Ohreule) nur schwach gelbgefärbte Kugeln nachweisen.

Über die chemische Natur dieser nur bei Vögeln und Reptilien vorkommenden Gebilde ist bis jetzt nur wenig bekannt. Da sie sich in fettlösenden Substanzen, Benzol, Äther, Schwefelkohlenstoff, Alkohol usw. auflösen, nimmt man an, daß es sich um Ölkugeln handelt. Durch chemische Prozesse gelang es KÜHNE (42), 3 Arten von Farbstoffen aus den Ölkugeln der Tagvögel zu gewinnen, die aber, wie die mikrospektroskopische Analyse ergibt, nicht identisch sind mit den Farben der Ölkugeln.

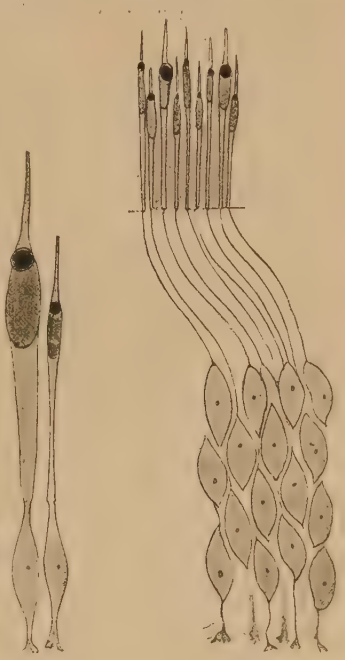
## 2. Vergleichende Untersuchungen über die Ölkugeln verschiedener Tag- und Nachtvögel.

Aus der Löslichkeit der Ölkugeln in Alkohol folgt, daß die Färbung der Kugeln nur an frischem Material beobachtet werden kann. Auf Schnittbildern von konserviertem Material erscheinen die Ölkugeln entweder geschwärzt, bei Osmiumbehandlung, oder als ungefärbte Kreise bei der Fixierung mit Alkohol. Aus Textfig. 4a kann man deutlich die Lage der Ölkugeln zwischen Zapfeninnen- und Außenglied erkennen. Fig. 4b zeigt die Differenzen in der Tiefenverteilung bei den Kugeln der verschiedenen Zapfen.

Zur frischen Untersuchung der Zapfenkugeln eröffnete ich den Bulbus im Äquator unter physiologischer Kochsalzlösung. Um jedesmal die entsprechende Stelle der Retina untersuchen zu können, schnitt ich an jedem Auge aus dem hinteren Bulbusabschnitt einen Sektor heraus, dessen Spitze in der Mitte lag und dessen Basis der obere Rand des Auges war (Textfig. 5).

Fig. 5.

Hinterer Bulbusabschnitt von der Glaskörperseite gesehen. *a m b* wird untersucht.



a Fig. 4. b

Aus GREEFF, Mikroskop. Anat. der Netzhaut und des Sehnerven. a, isolierte Zapfen mit Ölkugeln. b, Differenzen in der Tiefenverteilung der Ölkugeln in benachbarten Zapfen.

Von diesem Stück, das noch alle Augenhäute übereinander enthält, wird durch Schütteln in der Kochsalzlösung die Retina von der Aderhaut und dem Pigmentepithel losgelöst. Ist die Netzhaut zu fest mit dem Pigment verbunden, so wird sie vorsichtig mit einem weichen Pinsel abgehoben und mit der Glaskörperseite nach unten auf einem Objektträger ausgebreitet. Das Präparat ist dünn genug, daß das Deckglas ohne Stütze aufgelegt werden kann. Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich stets Zeiss Ocular IV und Zeiss $^1/_{12}''$ homog. Ölimmersion bei 160 mm Tubuslänge. Zur mikro-analytischen Untersuchung hattemir Herr Professor Gebhardt in liebenswürdiger Weise ein einfaches Zeisssches Mikrospektroskop zur Verfügung gestellt. Ich möchte ihm auch an dieser Stelle meinen Dank dafür aussprechen.

Die beste Lichtquelle für die mikrospektroskopischen Beobachtungen ist zweifellos gutes Tageslicht. Um aber stets die gleiche Beleuchtung zur Verfügung zu haben, wählte ich eine Mikroskopierbogenlampe von Reichert, die ein dem Sonnenspektrum in der Ausdehnung nahestehendes Spektralband liefert. Das gelbe Gasglühlicht ist zu diesen Untersuchungen ganz ungeeignet, da es zu wenig kurzwellige Strahlen enthält. Das Mikrospektroskop besteht aus einer Spaltvorrichtung, die beliebig verstellt werden kann, und einem aufgesetzten Prisma.

Fig. 6.
Einstellung der Ölkugel unter dem Spalt.

Um die einzelnen Ölkugeln auf ihre Durchlässigkeit für Strahlen verschiedener Wellenlänge zu prüfen, stellte ich sie so unter dem Spalt ein, daß sie an 2 Seiten scharf von den Spalträndern begrenzt wurden, während an den beiden anderen Seiten der Spalt nicht an die Kugel anschloß (Textfig. 6). Wurde nun auf das Ocular das kleine Prisma aufgesetzt, so erhielt ich ein farbiges Band, das aus drei Teilen zusammengesetzt war (Textfig. 7). In der Mitte befindet sich das Absorptionsband der farbigen Kugel, darüber und darunter zum Vergleich das unveränderte Spektrum der Lichtquelle. Durch diese Anordnung kann man sofort erkennen, welche Strahlen des Spektrums von den Kugeln hindurchgelassen werden, und wie weit sich also die Absorption erstreckt.

Fig. 7.
Absorptionsspectrum einer farbigen Ölkugel.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Staudinger war ich,

wie erwähnt, in der Lage, die Ölkugeln bei Vögeln verschiedener Arten vergleichen zu können.

Von Nachtvögeln untersuchte ich die Netzhäute vom Steinkauz (*Athene noctua* Scop.) und von der Waldohreule (*Asio otus* L.). In der ganz frisch, sofort nach dem Tode untersuchten Steinkauzretina fand ich nur wenige kleine, leicht gelbliche Kugeln, neben einer auffallend geringen Zahl farbloser Kugeln. Mikrospektroskopisch ließ sich für beide Arten der Zapfenkugeln keine Absorption nachweisen. Dagegen konnte ich bei der Waldohreule eine beträchtlich größere Zahl intensiv gelber Kugeln feststellen, die eine unvollständige Absorption des Hellblau, ein vollständiges Auslöschen des Dunkelblau und Violett zeigten. Außerdem kamen in dieser Retina eine größere Anzahl farbloser Kugeln vor, die keinerlei Strahlen absorbierten. Neben diesen beiden Arten fanden sich noch kleine, ganz schwach grünliche Ölkugeln, die ebenfalls für alle Teile des Spektrums gleichmäßig durchlässig waren.

Eine wesentlich größere Zahl von Beobachtungen konnte ich an den Netzhäuten von Tagvögeln machen.

Zunächst untersuchte ich die farbigen Ölkugeln bei einer ziemlich großen Zahl von Hühnern. Ich konnte bei diesen Tieren 5 verschiedene Arten unterscheiden. Außer den vier, von Waelchli beschriebenen Gruppen fand ich, deutlich von den übrigen zu unterscheiden, rein hellgelbe bis leicht gelbgrüne Kugeln. Die roten Kugeln kommen in allen Teilen der Retina vor, besonders häufig aber im sogenannten »gelben Feld«[1] der Hühnerretina, d. h. im temporal oben gelegenen Abschnitt der hinteren Bulbushälfte, welche, wie man annimmt, die Stelle des deutlichsten Sehens der Vögel ist. Die roten Kugeln lassen außer den roten Strahlen nur noch das Orange hindurch. Die orangegelben Kugeln, die ebenfalls im gelben Feld dichter liegen als in anderen Netzhautteilen, absorbieren Blaugrün, Blau und Violett. Die gelbgrünen Kugeln, die sich sowohl in den centralen, als auch in den peripheren Teilen der Netzhaut ziemlich gleichmäßig finden, lassen das Hellblau noch teilweise hindurch, während Dunkelblau und Violett vollständig ausgelöscht werden. Zwischen diesen drei Arten lebhaft gefärbter Kugeln liegen in ziemlich großer Anzahl verteilt die grünen Ölkugeln; aber außerdem bildet diese Gruppe noch eine geschlossene, der Chorioidea zugewandte Lage über den Schichten, die die andersfarbigen Kugeln enthalten. Diese grünen Ölkugeln lassen ebenso wie die wenigen farblosen Kugeln alle Strahlen des Spektrums hindurch.

[1] Bei den Tauben ist die Anhäufung der roten Ölkugeln im entsprechenden Abschnitt noch viel stärker, so daß man hier von einem »roten Felde« spricht.

Diese Resultate stammen von der Untersuchung von ungefähr 35 Tieren, und zwar Hühnern und Hähnen, jungen und alten Tieren. Scheint also weder Geschlecht noch Alter einen Einfluß auf die Färbung der Ölkugeln zu haben, so konnte ich auch keine Abhängigkeit dieser Gebilde von der Pigmentierung des Gefieders, der Iris usw. feststellen.

Bei weiteren zwei, den Hühnervögeln angehörigen Arten, Pfau (*Pavo cristatus* L.) und Fasan (*Phasianus colchicus* L.) konnte ich aber nur 4 Arten von Ölkugeln nachweisen, nämlich rote, orange, gelblichgrüne und grüne, während die ganz farblosen völlig fehlten. Die schwach grünen Zapfenkugeln lassen auch hier alle Strahlen des Spektrums unverändert hindurch.

Auch bei den Taubenvögeln kann man 4 Arten von Ölkugeln unterscheiden: rubinrote, orangegelbe, gelbgrüne und ganz schwachgrüne, fast farblose Kugeln.

Diese vier verschiedenen Gruppen fand ich sowohl bei der Haustaube als auch bei der Lachtaube (*Turtur turtur* L.). Außerdem erhielt ich ein Exemplar der kleinen, schwarzköpfigen Kaptäubchen (*Oenas capensis* L.) zur Untersuchung. In der Retina dieses Vogels, den ich leider erst ungefähr 10 bis 15 Stunden post mortem bekam, fand ich neben den in allen Tagvogelnetzhäuten vorkommenden rubinroten Kugeln eine große Zahl zinnoberroter Ölkugeln. Diese ließen neben Rot und Orange auch noch Gelb und einen Teil des Gelbgrün hindurch. Außer diesen beiden Arten roter Kugeln konnte ich noch gelblichgrüne Kugeln unterscheiden. Ihre mikrospektroskopische Untersuchung ergab eine teilweise Absorption des Hellblau und eine vollständige Undurchlässigkeit für Dunkelblau und Violett. Dieser abweichende Befund verliert aber, wie gesagt, an Wert dadurch, daß das Präparat nicht mehr hinreichend frisch war, um genaue Resultate zu geben.

Aus der Ordnung der Lamellirostres standen mir die Augen von 4 verschiedenen Vogelarten zur Verfügung. In der Retina der Saatgans (*Anser fabalis* Lath.) konnte ich wie beim Flamingo (*Phoenicopterus roseus* Pall.) 5 verschiedene Sorten von Ölkugeln erkennen: 1) rubinrote, die nur für Rot und Orange durchlässig sind; 2) orangefarbene, die alle Strahlen vom reinen Grün an bis zum violetten Ende absorbieren; 3) gelbgrüne Kugeln, die erst vom Blaugrün an eine Absorption haben; 4) grüne Kugeln, die das Blaugrün und Spuren von Hellblau hindurchlassen, für Dunkelblau und Violett aber nicht durchgängig sind; 5) farblose Kugeln, die alle Teile des Spektrums ungeschwächt hindurchgehen lassen.

Der Vergleich dieser 5 Arten von Ölkugeln mit denen der Hühner-

netzhaut zeigt, daß die grünen Kugeln des Huhnes keine Strahlen absorbieren, während bei den stärker grün gefärbten Kugeln der Saatgans und des Flamingo eine deutliche Absorption für kurzwellige Strahlen vorhanden ist. Bei einem Exemplar eines Flamingo, das fast einen Tag schon gelegen hatte, ehe ich es untersuchen konnte, fand ich, wie bei der kleinen Taube, außer den rubinroten Ölkugeln einige leuchtend zinnoberrote Kugeln, die in ihrer Absorption ebenfalls wieder einen Übergang von den roten zu den orangegelben Kugeln darstellten. Das zweite Tier erhielt ich in ganz frischem Zustand. Ich konnte in diesen Augen trotz langen Suchens keine brandroten Kugeln finden. Zwischen der roten und orange Farbe gab es in der frischen Retina keinerlei Übergänge.

Daß in der Tat die roten Ölkugeln nach verhältnismäßig kurzer Zeit postmortale Veränderungen erleiden, konnte ich dadurch nachweisen, daß ich die Retina mehrerer Hühner erst einen Tag nach dem Tode der Tiere untersuchte. Ich fand dabei genau die gleichen Zwischenstufen zwischen den roten und orangegelben Kugeln, die ich beim Kaptäubchen und beim Flamingo gesehen hatte.

Bei den beiden anderen Vertretern der Lamellirostres, der Moschus- und der Türkenente (*Cairina moschata* L., Wildform und domestizierte Form) stellte ich aber nur 4 verschiedene Arten von Ölkugeln fest. Außer den roten und orangegelben sah ich gelbgrüne und farblose Öltropfen; für alle Strahlen gleichmäßig durchlässig waren hier also nur die farblosen, oder ganz schwach grünlich gefärbten Ölkugeln, während die anderen Arten die für die Hühner festgestellten Absorptionsbänder aufwiesen.

Eine völlige Übereinstimmung der Verteilung der farbigen Ölkugeln konnte ich bei den von mir untersuchten Raubvögeln nachweisen. Es standen mir zur Verfügung ein Steinadler (*Aquila chrysaëtus* L.), ein Wanderfalke (*Falco peregrinus* Tunst.) und ein Turmfalke (*Tinnunculus tinnunculus* L.). Bei diesen Vögeln fand ich nur 3 Arten von Ölkugeln: Ungefähr gleich an Zahl sind rote und gelbgrüne Kugeln vorhanden. Die roten Kugeln lassen auch hier nur Rot und Orange hindurch; die gelbgrünen absorbieren alle kurzwelligen Strahlen vom Grünblau einschließlich an. Bedeutend größer als die Zahl der gefärbten Kugeln ist die der farblosen, für alle Farben durchlässigen Öltropfen.

Auch die Sperlingsvögel zeigten in dem Vorkommen der Zapfenkugeln eine gewisse Regelmäßigkeit. Beim Sperling (*Passer domesticus* L.), bei 3 Exemplaren vom Star (*Sturnus vulgaris* L.) und ebenfalls 3 Tieren vom Pagodenstar (*Temenuchus pagodarum* Gm.) konnte ich,

wie auch beim Beo, von dem mir 4 Tiere überlassen wurden (*Eulabes religiosa* L.) nur 3 verschiedene Färbungen der Ölkugeln unterscheiden. Neben roten und orangegelben Kugeln kommen hier schwachgrünliche bis farblose Tropfen, die keinerlei Absorption zeigen, vor. Eine Ausnahme unter den Sperlingsvögeln bildete hierin der Kolkrabe (*Corvus corax* L.), bei dem ich, abgesehen von den eben genannten 3 Sorten, noch ausgesprochen grüne Kugeln, die Dunkelblau und Violett nicht hindurchlassen, fand.

Bei einem Tauchervogel, dem kleinen Fluß-Steißfuß (*Podiceps minor* Gm.), dem einzigen Vertreter seiner Ordnung, den ich untersuchen konnte, beobachtete ich, wie bei den Lamellirostres und den Hühnern, 5 voneinander getrennte Arten der farbigen Ölkugeln. Es ließen bei diesem Vogel sowohl die schwach grünen als auch die farblosen Kugeln alle Strahlen des Spektrums hindurch.

Überblickt man diese einzelnen Befunde, so läßt sich vielleicht unter den nahestehenden Arten eine gewisse Regelmäßigkeit in der Verteilung der verschieden gefärbten Ölkugeln erkennen. Während ich bei allen Tagvögeln rote und orangegelbe Kugeln fand, wechselte das Vorkommen von gelbgrünen, ausgesprochen grünen und ganz schwach grünen, fast farblosen Kugeln. Aber eine weitere Übereinstimmung konnte ich bei allen von mir untersuchten Tagvogelaugen finden, nämlich, daß stets die Zahl der für alle Strahlen durchlässigen Kugeln am größten ist. Dieser Zahlenunterschied, gegenüber den bunten Kugeln wird dadurch erreicht, daß diese ungefärbten Kugeln nicht nur in den Schichten der farbigen Kugeln liegen, sondern noch eine geschlossene, der Chorioidea am nächsten liegende Schicht bilden (Taf. I, Fig. 1).

In der Größe der Ölkugeln konnte ich keine Regelmäßigkeit feststellen, vielmehr sind in ein und derselben Netzhaut meist die Ölkugeln derselben Farbe verschieden groß.

### 3. Bedeutung der Ölkugeln.

Über die Bedeutung der farbigen Ölkugeln in der Sauropsidennetzhaut bestehen verschiedene Ansichten. Die Lage der Kugeln in den Zapfen spricht jedenfalls für die Annahme, daß ihnen eine Bedeutung für das Farbensehen der Tiere zukommt.

Waelchli wollte die Anhäufung der gelben Ölkugeln an der Stelle des deutlichsten Sehens in Beziehung setzen zu dem diffusen gelben Maculapigment im menschlichen Auge. Nach seiner Meinung sollen beide das Auge vor der Einwirkung blauer Strahlen schützen.

Dagegen spricht aber die Tatsache, daß ja nur ein Teil der Zäpfchen mit Ölkugeln ausgestattet ist, welche nur langwellige Strahlen hindurchlassen. Alle Stäbchen und die Zapfen mit den farblosen oder nur ganz schwach gefärbten Kugeln würden dagegen der Wirkung blauer Strahlen ungehindert ausgesetzt sein, so daß der Schutz der Retina gegen blaue Strahlen, falls überhaupt die Ölkugeln diese Bedeutung haben sollten, nur ein sehr geringer wäre.

Haab und andere haben eine Analogie zwischen der Funktion der farbigen Ölkugeln und der des Sehpurpurs gesucht. Es besteht ein tatsächlicher Zusammenhang zwischen diesen beiden Substanzen, indem nämlich stets da, wo farbige Ölkugeln vorkommen (Tagvögel und Schildkröten) der Sehpurpur fast oder ganz fehlt. In Augen mit wenig gefärbten Zapfenkugeln (Nachtvögeln) lassen sich dagegen große Mengen von Sehpurpur nachweisen. Trotzdem spricht gegen diese Auffassung der Funktion der Ölkugeln als »Sehstoffe« ihre außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen Licht. Frische Präparate verändern sich nicht, wenn sie auch längere Zeit dem Licht ausgesetzt werden; stets kann man mikrospektroskopisch die für jede Art von Kugeln charakteristische Absorption feststellen. Garten hält es daher für unwahrscheinlich, daß ihre Zersetzung durch Licht zur Reizung des Protoplasmas dienen soll. Außerdem wendet er gegen die Wirkungsweise der Ölkugeln als Sehstoffe ein, daß sie an der Grenze von Zapfen-Innen- und Außenglied liegen, also an einer Stelle, wo die Lichtstrahlen nicht mehr ihre höchste Intensität besitzen. Er nimmt daher im Anschluß an die Auffassung von Hensen an, daß die Ölkugeln Farbfilter vorstellen, also im Dienste des Farbensinns stehen.

Hensen hatte behauptet, daß durch die farbigen Zapfenkugeln die chemisch wirksamen Strahlen geschwächt werden sollen, während die weniger wirksamen ungeschwächt hindurchgehen. Diese Ansicht nähert sich den Ausführungen von Waelchli, indem nach beiden Auffassungen die percipierenden Netzhautorgane vor kurzwelligen Strahlen geschützt werden sollen.

Garten nimmt nun, wie oben erwähnt, ebenfalls an, daß zu der zersetzlichen Substanz des Zapfenaußengliedes je nach der Farbe der vorgelagerten Ölkugeln in der Hauptsache nur Strahlen bestimmter Wellenlänge gelangen können. Es würde nach seiner Ansicht eine Wirkung zustande kommen, die an die Dreifarben-Photographie erinnert, nur daß hier die Blaufilter durch die ganz schwach gefärbten und farblosen Ölkugeln ersetzt wären.

Hess nimmt ebenfalls einen Zusammenhang zwischen dem Vor-

handensein der farbigen Ölkugeln und dem Farbensehen der Vögel an, gibt aber noch keine endgiltige Erklärung ihrer Wirkungsweise. Da sich diese Kugeln sowohl bei Tagvögeln als auch bei Schildkröten mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise finden, während sie bei Nachtvögeln und bei Eidechsen, die bekanntlich gerade helles Sonnenlicht bevorzugen, nur in geringer Zahl und hauptsächlich schwach gelb oder ganz farblos sind, hält er es für schwer, hier eine einheitliche Deutung ihrer Funktion zu geben. Jedenfalls sucht er seine eigenen experimentellen Befunde über das Farbensehen der Vögel so zu erklären, daß kurzwellige Strahlen durch die Ölkugeln absorbiert werden und deshalb nicht zu dem im Zapfenaußenglied gelegenen optischen Empfangsapparat gelangen können. Hess denkt übrigens auch an eine Wirkung der Ölkugeln nach Art einer Kugellinse, um die hindurchgelassenen Strahlen auf die Zapfenaußenglieder zu konzentrieren.

Bei der Annahme, daß alle blauen Strahlen durch die farbigen Kugeln zurückgehalten werden, hat auch Hess die große Zahl der farblosen und schwach gefärbten, für alle Strahlen gleichmäßig durchlässigen Ölkugeln nicht berücksichtigt, die ja, worauf schon Nagel hingewiesen hat, die Wahrnehmung der blauen und violetten Strahlen vermitteln könnten, und die Annahme Sivéns, daß die Stäbchen der Netzhaut die Träger der Blaukomponenten seien, unnötig machen. Letzterer Anschauung widerspricht ohnedies die Beobachtung, daß beim menschlichen Auge auch die stäbchenfreie Fovea centralis eine Blauempfindung hat. Nach meinen eigenen Farbensinnuntersuchungen und anatomischen Befunden bin ich der Ansicht, daß auch beim Vogelauge die kurzwelligen Strahlen zur Wahrnehmung gelangen, und daß sie speziell in den Zapfen mit schwach gefärbten und farblosen Ölkugeln zur Wirkung kommen.

Daß tatsächlich ein Zusammenhang besteht zwischen den Ölkugeln und dem Farbenunterscheidungsvermögen der Vögel, wird sich vielleicht durch experimentelle Untersuchungen, die ich zurzeit in Gemeinschaft mit Herrn Professor Igersheimer ausführe, begründen lassen[1].

Auf die Frage, ob im Fall die Ölkugeln wirklich einen Farbenfilter darstellen, in den Außengliedern noch spezielle Sehsubstanzen für die einzelnen Lichtsorten vorhanden sind, oder ob im Sinne der bekannten Farbentheorien 4 oder 3 oder nur eine einzige Sehsubstanz anzunehmen ist, möchte ich mich hier nicht einlassen. Ich will hier nur zwei extreme

[1] Die Arbeit wird voraussichtlich in Graefes Archiv für Ophthalmologie erscheinen.

Auffassungen erwähnen. Köllner hat speziell auch für die Vögel angenommen, daß für jede hypothetische Farbenkomponente ein besonderer Netzhautzapfen vorhanden ist, dem nur eine ganz bestimmte Funktion zukommt. Garten hingegen meint, daß »die Spezifizierung der Empfangsstoffe in den Außengliedern der Zapfen durch die Strahlenfilter im Prinzip sogar so weit gehen könne, daß ein einziger, für die verschiedenen Strahlen des Spektrums ungefähr gleich empfindlicher Stoff in allen Außengliedern gleichmäßig enthalten wäre, und dieser trotzdem je nach den Ölkugeln bald nun beim Einfall, bald gelber, bald grüner Lichter eine Erregung vermittelte.«

### 4. Embryologische Entstehung der Ölkugeln beim Huhn.

Für die Frage nach der Bedeutung der farbigen Ölkugeln ist es, wie ich bereits in der Einleitung bemerkte, wichtig zu wissen, ob diese Ölkugeln beim Ausschlüpfen des Tieres schon ebenso ausgebildet sind, wie wir sie beim erwachsenen Tier vorfinden. Die mikroskopische Untersuchung zeigt nun, daß in der Tat die Entwicklung der Ölkugeln nach Farbe und Verteilung vollendet ist, wenn das Hühnchen das Ei verläßt. Offenbar sind sie beim Ausschlüpfen bereits alle angelegt, und es findet nach dem Ausschlüpfen nur noch ein Größenwachstum, entsprechend dem Größenwachstum der Netzhautelemente, statt. Demnach muß das erste Auftreten der Zapfenkugeln noch innerhalb der embryonalen Entwicklung liegen.

Da aber zumeist die Untersuchungen über die embryonale Gestaltung der Vogelretina an konserviertem Material vorgenommen wurden, sind die Angaben über das Vorkommen der farbigen Ölkugeln beim Embryo sehr spärlich, denn, wie bereits erwähnt, werden die Ölkugelfarbstoffe durch die Alkoholbehandlung der fixierten Präparate aufgelöst. Deshalb kommen auch für diese Zwecke nur die Untersuchungen an frischem Material in Betracht.

In der Hauptsache sind wir dabei auf die Arbeit von Max Schultze (66) angewiesen. Die Resultate dieser Arbeit zitiert Lieberkühn (47), ohne sie durch weitere Untersuchungen zu bestätigen oder zu ergänzen. In neueren Arbeiten sind, meines Wissens, die Untersuchungen über dieses Gebiet nicht wieder aufgenommen worden, so daß auch in dem Handbuch von Hertwig (24) sich keine Angaben über die Entstehung der farbigen Ölkugeln in der Vogelretina finden. Ich muß daher hier ausführlich auf die Arbeit von Schultze eingehen.

Die ersten, deutlich erkennbaren Anlagen der Netzhautelemente auf der bis dahin glatten Membrana limitans externa sah er beim Hühner-

embryo am 9. oder zu Anfang des 10. Bebrütungstages als zarte, halbkugelige, gegen die Chorioidea zu gerichtete Erhabenheiten auftreten, die sich vom 11. bis 13. Tage vergrößern. In den nun folgenden Tagen differenzieren sich diese Gebilde zu den fertigen Stäbchen und Zapfen des ausschlüpfenden Hühnchens. In der Zeit vom 17. bis 18. Bebrütungstage sind die anfänglich halbkugeligen Höcker auf der Membrana limitans externa kegelförmig geworden, und einige von ihnen weisen an der gegen die Chorioidea gerichteten Spitze ein kleines glänzendes Körnchen auf. Diese glänzenden, stärker lichtbrechenden Körperchen sind die Vorläufer der gefärbten Kugeln, denn am 18. Tage der Bebrütung fand SCHULTZE einzelne dieser Körnchen[1] tief rubinrot gefärbt; dazwischen sah er am 19. Tage gelbe Kugeln. Diese letzteren überwiegen, nach seiner Betrachtung, schließlich so bedeutend an Zahl, daß die roten in ziemlich weiten, regelmäßigen Entfernungen stehen bleiben, während dazwischen viele gelbe zum Vorschein kommen. Am 20. Tage werden alle Ölkugeln bereits erheblich größer; außerdem sind nun fast alle kleineren, schmaleren Höcker, aus denen die Netzhautzapfen hervorgehen, mit einer solchen farbigen Kugel versehen. Da nun auch über die gefärbten Kugeln hinaus, wie SCHULTZE aus den Profilansichten ersehen konnte, eine feine, glänzende Spitze, das künftige Außenglied, ragt, ist damit bewiesen, daß alle die kleineren, schmäleren Höcker tatsächlich die sich entwickelnden Zapfen sind. Dazwischen stehen etwas größere Höcker, die keine Ölkugeln enthalten, und aus denen die Stäbchen hervorgehen. So werden also die Elemente der Stäbchen-Zapfenschicht in der embryonalen Retina schon fertig ausgebildet, und das eben auskriechende Hühnchen unterscheidet sich mit Rücksicht auf diese Elemente nur noch durch den geringeren Dickendurchmesser derselben.

Auf diese Angaben hin untersuchte ich zunächst die Retina verschieden alter Hühnerembryonen einer Italienerrasse. Ich verfuhr bei der Herstellung der Präparate ganz ähnlich, wie ich es S. 25 für die vergleichende Untersuchung der Ölkugeln verschiedener Vögel beschrieben habe. Die losgelöste Retina wird mit der Glaskörperseite nach unten auf dem Objektträger ausgebreitet; das Deckglas wird ohne Stützen ganz vorsichtig aufgelegt, da die embryonale Retina viel leichter zerfällt, als die vom erwachsenen Tier. Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich auch hier, wenn nicht anders angegeben, ZEISS

[1] Vgl. Tafel II, Abbildung 1—5 in SCHULTZE, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. II, 1866. Diese Abbildungen sind bei 4 bis 500facher Vergrößerung gezeichnet.

Ocular IV und $^1/_{12}$'' homogene Ölimmersion, also eine, bei 160 mm Tubuslänge, 920fache Vergrößerung[1].

Ich fing meine Untersuchungen mit dem Beginn des 9. Tages an. Bei einem Embryo, der 8 Tage 3 Stunden (195 Stunden) bebrütet worden war, konnte ich noch keine Ölkugeln finden. Die Retina erschien im Flächenpräparat als homogene Fläche, in der noch keine Differenzierungen zu erkennen waren. Das Pigmentepithel mit seinen hexagonalen Feldern war bereits gut ausgeprägt, aber die Anlagen von Stäbchen und Zapfen waren noch nicht zu unterscheiden. Als nächstes Stadium wählte ich ein Hühnchen, das 10 Tage 2 Stunden (242 Stunden) bebrütet war. Mit der 920fachen Vergrößerung konnte ich hier bei geeigneter Beleuchtung ganz winzig kleine, eben an der Grenze der Sichtbarkeit liegende glänzende Pünktchen erkennen. Nahm ich statt des Ocular IV ein Kompensationsocular 18 von Zeiss (also eine 2340-fache Vergrößerung), so konnte ich deutlich leichtgrünliche Ölkugeln von verschieden großem Durchmesser erkennen. Diese kleinen Kugeln waren völlig gleich in der Farbe, aber von verschiedener Größe; eine mikrospektroskopische Untersuchung war durch die starke Verdunkelung des Gesichtsfeldes durch das Kompensationsocular nicht möglich.

In der folgenden Zeit untersuchte ich immer in Zwischenräumen von 24 Stunden. Am nächsten Tage (266 Stunden Bebrütungszeit) fand ich die Ölkugeln noch ebenfalls farblos, oder vielmehr, wie in allen diesen Fällen, ganz schwach grünlich gefärbt, aber sie hatten schon etwas an Größe zugenommen, so daß sie mit Ocular IV schon deutlich als Ölkugeln zu erkennen waren.

Bei den Entwicklungsstadien der nächsten Tage konnte ich ein ganz allmähliches Größenwachstum der Kugeln wahrnehmen, ohne daß ihre Farbe sich im geringsten differenzierte. Noch bei einem Embryo, der 15 Tage 2 Stunden bebrütet war (362 Stunden) (Taf. I, Fig. 2), fand ich wohl bedeutend größere Ölkugeln als am 11. Tage, aber alle erschienen, selbst bei verschiedener Beleuchtung und verschieden starken Vergrößerungen, ausnahmslos in der gleichen, leicht grünlichen Färbung.

Dagegen fand ich in der Retina eines 16 Tage 2 Stunden (386 Stunden) bebrüteten Hühnchens schon eine Differenzierung in der Färbung der Ölkugeln (Taf. I, Fig. 3). Neben den leicht grünlichen Ölkugeln, die noch die Mehrzahl der farbigen Zapfenkugeln ausmachen, kann

[1] Die Vergrößerungszahlen sind den Tabellen des Kataloges der Zeiss-Werke (Mikroskope und mikroskopische Hilfsapparate, 35. Ausgabe, 1913), S. 25 und 26 entnommen.

man deutlich ganz farblose und gefärbte Kugeln erkennen. Die gefärbten Ölkugeln haben noch keine ausgesprochene Farbe, sondern man könnte sie vielleicht als hell gelblichbraun und dunkel rotbraun bezeichnen.

In dem nächsten Zeitraum von wiederum 24 Stunden, also nach 410 Stunden Bebrütung, ist die Differenzierung der Ölkugelfarbstoffe noch weiter vor sich gegangen; wir haben dasselbe Bild wie beim ausgewachsenen Huhn vor uns, nur in der Größe der Ölkugeln ist entsprechend der Größe der Netzhautelemente ein Unterschied vorhanden. Bei dem Hühnchen vom 18. Tage konnte ich, wie die Taf. I, Fig. 4 zeigt, bereits alle 5 Arten (vgl. S. 27) von farbigen Zapfenkugeln unterscheiden: rote, orange, gelblichgrüne, grüne und ganz farblose. Bei einem Vergleich der beiden letzten aufeinanderfolgenden Stadien zeigt sich ebenso wie bei den vorhergehenden (16. zum 17. Tage) ein sehr großer Unterschied sowohl in der Färbung als auch in der Größe der Ölkugeln, denn alle diese Tafelabbildungen wurden in dankenswerter Weise von Frl. Käte Wangerin mit einem Zeichenapparat von Zeiss bei derselben Vergrößerung (Zeiss Ocular IV, $^1/_{12}$″ homog. Ölimmersion, Tubuslänge 160 mm, Bild in Tischhöhe) entworfen. In Taf. I, Fig. 5 möchte ich zum Vergleich der Größenunterschiede noch die Ölkugeln eines erwachsenen Huhnes unter gleichen Bedingungen wie die übrigen Abbildungen zeigen.

Im Gegensatz zu M. Schultze fand ich also bei den Italienerhühnern bereits ein Auftreten von Ölkugeln zu Beginn des 11. Tages. Schon am 17. Tage konnte ich Differenzierungen in der Farbe der Ölkugeln erkennen, nicht erst am 18. Tage, und zwar beobachtete ich zunächst noch eine indifferente Färbung der Ölkugeln, aus der sich im Laufe des 17. Tages die verschiedenen Sorten der Ölkugeln herausbildeten. Man kann wohl annehmen, daß aus den dunkeln, rotbraunen Kugeln die rubinroten Ölkugeln hervorgehen, während die helleren, gelblichbraunen, die orange und gelbgrünen Kugeln ergeben. Die farblosen Ölkugeln sind anscheinend aus den schwach grünlichen Kugeln hervorgegangen, die daneben auch noch unverändert als grüne Ölkugeln vorkommen.

Nachdem ich so bei der Italienerrasse die Entwicklung und das Auftreten des Ölkugelfarbstoffes hatte beobachten können, war es für mich von großem Interesse, bei einer anderen Rasse die gleichen Untersuchungen vornehmen zu können. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Lektor Beeck, Direktor der Centralgeflügelzuchtanstalt Cröllwitz, war es mir möglich, Embryonen, von den für mich wichtigen Sta-

dien zu erhalten, also vom 16., 17. und 18. Tage, und zwar waren es Tiere der Wyandotterasse. Auch hier konnte ich beobachten, wie bis zum 16. Tage alle Ölkugeln der Retina völlig gleich gefärbt, d. h. leicht grünlich, waren, und daß erst am folgenden Tage eine Differenzierung in der Farbe der Ölkugeln in der oben beschriebenen Weise auftrat. Im ganzen blieb bei den Wyandottes die Entwicklung der Ölkugeln etwas zurück hinter den Italienern.

Woher diese Ölkugelfarbstoffe stammen, und wie ihre Differenzierung zu erklären sei, ist bis jetzt noch unbekannt. Vielleicht ließen sich hier durch Gefrierschnitte der ganz frischen Netzhäute von ganz einwandfreiem Material noch wertvolle Beobachtungen anstellen. Bei den während der Kriegsdauer ungünstigen Ernährungsbedingungen für die Hühner ist es denkbar, daß sich, wie in der ganzen übrigen Entwicklung der Tiere, auch hierin Anomalien zeigen könnten. Außerdem würde wohl nach Möglichkeit die natürliche Bebrütung der künstlichen vorzuziehen sein, um die Temperaturschwankungen, die sich beim Brutofen ja nicht ganz vermeiden lassen, auszuschließen. Vielleicht wäre es mit den verbesserten Methoden auch denkbar, durch genaue vergleichende Untersuchungen individuelle und Rassenunterschiede in der Färbung der embryonalen Ölkugeln zu finden, die im Zusammenhang stehen könnte mit der Pigmentierung der Federn, der Iris usw. des Vogels.

### 5. Zusammenfassung.

1) Der erste Teil meiner Arbeit zeigte, daß der Farbensinn der Hühner ähnlich oder gleich dem des normalen farbentüchtigen Menschen ist. Ein Fehlen des Blauunterscheidungsvermögens, oder wie Hess sagt, eine »relative Blaublindheit« der Tagvögel, konnte ich nicht feststellen; vielmehr lassen sich diese Resultate von Hess zurückführen auf die störende Wirkung psychischer Momente. Fremdartige Umgebung, besonders aber das den Tieren ungewohnte blaue Futter (ein solches kommt ja in der Natur überhaupt nicht vor) beeinflussen bei Fütterungsversuchen das Verhalten der Tiere blaugefärbten Körnern gegenüber so, daß es fast den Anschein erweckt, als ob blaue Strahlen keinen Farbwert für das Tagvogelauge haben. Tatsächlich kann man aber durch allmähliche Gewöhnung der Hühner an blau gefärbtes Futter, sowie durch Vergleich mit blauen und grauen Körnern feststellen, daß die kurzwelligen Strahlen des Spektrums nicht nur durch ihren Helligkeitswert, sondern auch durch ihren Farbwert wirken. Noch deutlicher tritt das Vorhandensein des Blauunter-

scheidungsvermögens hervor, wenn die Fütterungsversuche in der Weise angestellt werden, daß man das Verhalten der Hühner gegenüber ungefärbten Körnern in farbiger Umgebung prüft. Auch hierbei gelingt es durch allmähliche Dressur der Tiere auf Blau nachzuweisen, daß Blau sowohl von anderen Farben als auch von allen Grauabstufungen zwischen Schwarz und Weiß unterschieden wird.

2) Zur Prüfung des Farbenunterscheidungsvermögens bei scheuen oder an bestimmte Futtersorte gewöhnten Vögeln (Ara, Mönchssittiche, Schmetterlingsfinken u. a.) sind Fütterungsversuche ungeeignet, da sich bei diesen Tieren viel schwerer, als es bei wirklich domestizierten Vögeln durch langsame Gewöhnung möglich ist, die störende Mitwirkung anderer Faktoren (ungewohnte Umgebung, blaues, fremdartiges Futter) neben dem Gesichtssinn ausschalten läßt. Das ursprüngliche Ziel der ganzen Untersuchung, nämlich durch vergleichende Farbensinnuntersuchungen an Hühnern und an lebhaft bunt, besonders blaugefärbten Vögeln, eine experimentelle Grundlage für die Schmuckfarbentheorie zu gewinnen, konnte aus den eben angeführten Gründen nicht erreicht werden. Bei den wenig domestizierten, durch Schmuckfärbung ausgezeichneten Vögeln müßten in Zukunft andere Methoden angewandt werden.

3) Vergleicht man die farbigen Ölkugeln der Netzhautzapfen bei den verschiedenen Vogelgruppen, so kann man beobachten, daß nahe verwandte Tagvögel eine Übereinstimmung in Farbe und Verteilung der Ölkugeln zeigen, so fand ich z. B. bei den von mir untersuchten Raubvögeln stets nur drei verschiedene Arten von Ölkugeln, während ich bei den Hühnervögeln fünf Arten unterscheiden konnte. Alters- und Geschlechtsunterschiede habe ich bei erwachsenen Tieren nicht beobachten können.

4) Eine einheitliche Deutung der Funktion der Ölkugeln ist bis jetzt noch nicht gegeben worden. Nach noch nicht ganz spruchreifen experimentellen Untersuchungen — auf die S. 32 hingewiesen ist — scheinen sie aber im engen Zusammenhange mit dem Farbenunterscheidungsvermögen der Vögel zu stehen.

5) Bei Hühnerembryonen konnte ich bereits zu Beginn des 10. Bebrütungstages schwach grünliche Ölkugeln nachweisen, während M. Schultze sie erst am 17. bis 18. Bebrütungstage feststellen konnte. Die Differenzierung dieser grünlichen Zapfenkugeln in solche von verschiedener Farbe trat in meinen Präparaten am 17. Tage auf, indem sich zunächst Ölkugeln von hell- und dunkelbrauner Färbung entwickelten, aus denen am folgenden (18.) Tage bereits rote, orange,

gelblichgrüne, grüne und farblose Kugeln hervorgingen, so daß alle fünf Arten von Ölkugeln, die beim erwachsenen Tier vorhanden sind, bereits beim Embryo zu Beginn des 18. Tages angelegt sind. SCHULTZE hatte dagegen erst am 18. Bebrütungstage rubinrote Kugeln beobachtet, und am 19. das Auftreten gelber Zapfenkugeln zwischen den roten wahrgenommen, eine Beobachtung, die jedenfalls für die von mir untersuchten Rassen nicht giltig ist.

6) Bei einem Vergleich der entsprechenden Bebrütungsstadien von Hühnern der Italiener- und der Wyandotterasse ließen sich zweifellos Unterschiede geringen Grades in der Zeit der Farbendifferenzierung der Ölkugeln beobachten, die bei weiterer genauerer Untersuchung sich vielleicht als konstante, möglicherweise in Korrelation mit der Körperpigmentierung stehende Rassenunterschiede nachweisen lassen.

Halle, im April 1915.

---

## Literaturverzeichnis.


1. ABELSDORFF: Änderungen der Pupillenweite durch verschiedenfarbige Belichtung. Ztschr. f. Phys. d. Sinnesorgane. Bd. 22, 1900.
2. ABELSDORFF: Zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes bei Menschen und Tieren. Arch. f. Anatomie und Phys. Abt. 1900.
3. ABELSDORFF: Einige Bemerkungen über den Farbensinn der Tag- und Nachtvögel. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 58, 1907.
4. ANGELUCCI: Untersuchungen über die Sehtätigkeit der Netzhaut und des Gehirns. Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre. 14, 1894.
5. AUBERT: Physiologische Optik. Graefe-Saemisch, Lehrbuch der gesamten Augenheilkunde. II, 2, 1876.
6. BROSSA u. KOHLRAUSCH: Über die Netzhautströme bei Belichtung mit homogenen Spektralfarben. Phys. Gesellschaft, Berlin. Juni 1913.
7. BROSSA u. KOHLRAUSCH: Die qualitativ verschiedene Wirkung der einzelnen Spektrallichter auf die Tiernetzhaut mittels der Aktionsströme untersucht. Zentralbl. f. Physiol. Nr. 3, 1914.
8. BROSSA u. KOHLRAUSCH: Die qualitativ verschiedene Wirkung der einzelnen Spektrallichter auf die Tiernetzhaut mittels der Aktionsströme untersucht. (Kurze Mitteilung). Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27, 1913.
9. BRÜCKE u. GARTEN: Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. Pflügers Arch. Bd. 70, 1907.
10. CARRIÈRE: Die Sehorgane der Tiere, vergleichend anatomisch dargestellt. München 1885.
11. DOBROWOLSKY: Zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 3, 1871.
12. DOBROWOLSKY: Zur Anatomie der Netzhaut (Strix aluco). Du Bois-Reymonds Arch. 1871.

13. Franz: Das Vogelauge. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie. Bd. 28, 1909.
14. Fritsch: Der Ort des deutlichsten Sehens in der Netzhaut der Vögel. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 78, 1911.
15. Garten: Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Graefe-Saemisch, Lehrbuch der gesamten Augenheilkunde. Bd. 3, 1908.
16. v. Genderen-Stort: Die Netzhautelemente. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 33, 1887.
17. Greeff: Die mikroskopische Anatomie des Sehnervens und der Netzhaut. Graefe-Saemisch, Bd. I, 2, 1900.
18. Haab: Der Sehpurpur und seine Beziehung zum Sehakt. Korresp.-Blatt f. Schweizer Ärzte. Jahrg. 9, 1879.
19. Hannover: Recherches microscopiques sur le système nerveux. 1844.
20. v. Helmholtz: Handbuch der physiologischen Optik. Hamburg und Leipzig 1908—11.
21. Hensen: Über eine Einrichtung der Fovea centralis. Virchows Arch. XXXIV, 1865.
22. Hering: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Graefe-Saemisch, Bd. 3, 1908.
23. Hertel: Beiträge zur Kenntnis der Pupillenverengerung auf Lichtreize. Ophthalm. Gesellschaft, Heidelberg, 1906.
24. Hertwig, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. II, 2, Jena, Fischer 1906.
25. v. Hess: Untersuchung über Licht- und Farbensinn der Tagvögel. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 57, 1907.
26. v. Hess: Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie des Pupillenspiegels. Archiv f. Augenheilkunde. Bd. 60, 1908.
27. v. Hess: Über den Lichtsinn in der Tierreihe. Münch. Med. Wochenschrift. S. 1315, 1910.
28. v. Hess: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Pflügers Arch. Bd. 82, 1910.
29. v. Hess: Beiträge zur Kenntnis regionärer Verschiedenheiten der Netzhaut und des Pigmentepithels in der Wirbeltierreihe. Archiv f. vergl. Ophthalmologie. Bd. I, 1910.
30. v. Hess: Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Archiv. Bd. 142, 1911.
31. v. Hess: Über den Licht- und Farbensinn in der Tierreihe. Mediz. Klinik. S. 1511, 1912.
32. v. Hess: Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes. Wintersteins Handb. f. Physiologie. Bd. 4, 1912.
33. v. Hess: Neue Versuche über Lichtreaktionen bei Tieren und Pflanzen. Münch. Mediz. Wochenschrift. S. 1489, 1914.
34. Himstedt u. Nagel: Versuche über die Reizwirkung verschiedener Strahlenarten auf Menschen- und Tieraugen. Festschrift der Universität Freiburg, 1902.
35. Holmgren: Über die Retinaströme. Untersuchungen am Physiologischen Institut der Universität Heidelberg. Bd. 3, 1880.
36. Holmgren: Über Sehpurpur und Retinaströme. Untersuchungen am Physiologischen Institut der Universität Heidelberg. Bd. 2, 1882.

37. Igersheimer u. Verzàr: Zur Pathogenese der Methylalkohol- und Atoxylamblyopie. Archiv für Augenheilkunde. Bd. 75, 1913.
38. Katz u. Révész: Experimentell-physiologische Untersuchungen an Hühnern. Zeitschr. f. Psychologie. Bd. 50, 1908.
39. Katz u. Révész: Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes der Nachtvögel. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane (Abtlg. Sinnesphysiologie). Bd. 48, 1913.
40. Köllner: Störungen des Farbensinns. Berlin 1912.
41. Kühne: Über das Vorkommen des Sehpurpurs. Zentralblatt für mediz. Wissensch. 1877.
42. Kühne: Notizen zur Anatomie und Physiologie der Netzhaut Macula lutea und Fovea centralis. Heidelberger Untersuchungen. Bd. 2, 1879.
43. Kühne: Notiz über die Netzhaut der Eule. Heidelberger Untersuchungen, II, 1879.
44. Kühne u. Steiner: Über das eletromotorische Verhalten der Netzhaut. Untersuchungen am Physiolog. Institut der Universität Heidelberg. Bd. 3, 1880.
45. Kühne u. Steiner: Über elektrische Vorgänge im Sehorgan. Untersuchungen am Physiolog. Institut der Universität Heidelberg. Bd. 4, 1881.
46. Leuckart: Organologie des Auges. Graefe-Saemisch, Bd. 2, 1876.
47. Lieberkühn: Über das Auge des Wirbeltierembryo. Schriften zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften. Marburg. Bd. 10, 1872.
48. Müller, J.: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. 1826.
49. Müller, H.: Zur Histologie der Netzhaut. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 3, 1851.
50. Müller, H.: Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Leipzig, Engelmann, 1872.
51. Nagel: Der Farbensinn. Populär-wissenschaftlicher Vortrag. Berlin 1869.
52. Nagel: Der Farbensinn der Tiere. Wiesbaden 1901.
53. Nagel: Wirkungen des Lichtes auf die Netzhaut. Nagels Handbuch. Bd. 3, 1904.
54. Nagel: Das elektromotorische Verhalten der Netzhaut. Helmholtz' physiol. Optik. Bd. 2, 1908.
55. Nagel: Methoden zur Erforschung des Licht- und Farbensinnes. Tigerstedt, Handbuch der physiologischen Methodik. Bd. 3.
56. Nussbaum: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, Bd. 2, 1, 1908.
57. Pacini: Nuove ricerche sulla tessitura intima della retina. Bologna 1845.
58. Piper: Versuche über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut bei Warmblütern. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Phys. Abtlg. Suppl. 1905.
59. Piper: Die Aktionsströme der Vögel- und Säugernetzhaut bei Reizen durch kurzdauernde Belichtung und Verdunkelung. Arch. f. Physiologie, Suppl., 1910.
60. Piper: Über Netzhautströme. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiol. Abteilung, 1911.
61. Piper: Über Netzhautströme. Zentralblatt für Physiologie. Bd. 24, 1911.
62. Pütter: Organologie des Auges. Graefe-Saemisch, Bd. II, 1, 1908.

63. Raehlmann: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Jena, Fischer, 1907.
64. Sachs: Über den Einfluß farbiger Lichter auf die Weite der Pupille. Pflügers Arch. Bd. 52, 1893.
65. Sachs: Eine Methode zur objektiven Prüfung des Farbensinnes. Archiv für Ophthalm. Bd. 39, 1893.
66. Schultze, M.: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 2, 1866.
67. Sivén: Die Stäbchen als farbenperzipierende Organe. Archiv für Augenheilkunde. Bd. 71, 1912.
68. Trendelenburg: Vorkommen von Sehpurpur im Fledermausauge, nebst Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Sehpurpur und Netzhautstäbchen. Engelmann Arch. Suppl., 1904.
69. Vintschgau: Ricerche sulla struttura microscopica della Retina dell' Uomo, degli Animali vertebrati e dei Cefalopodi. Sitzungsber. der Wiener Akademie. XI, 1854.
70. Waelchli: Mikrospektroskopische Untersuchungen der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln. Gräfes Archiv. Bd. XXVII, 2, 1881.
71. Waelchli: Zur Topographie der gefärbten Kugeln der Vogelnetzhaut. Gräfes Archiv. Bd. 29, Abt. 3, 1883.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

Fig. 1. Gefrierschnitt durch die Retina vom Huhn (etwas schematisiert).

Fig. 2—5 mit Zeiss $^1/_{12}$ homog. Ölimmersion und Ocular IV und Zeichenapparat von Reichert gezeichnet.

Fig. 2. Retina eines Hühnerembryos von 15 Tg. 2 Std. Bebrütungszeit in physiologischer Kochsalzlösung.

Fig. 3. Retina eines Hühnerembryos von 16 Tg. 2 Std. Bebrütungszeit in physiolog. Kochsalzlösung.

Fig. 4. Retina eines Hühnerembryos von 17 Tg. 2 Std. Bebrütungszeit in physiolog. Kochsalzlösung.

Fig. 5. Zum Vergleich des Größenunterschiedes; Retina eines ausgewachsenen Huhnes in physiolog. Kochsalzlösung.

# Lebenslauf.

Am 21. Juni 1890 wurde ich, ERNA HAHN, in Magdeburg als Tochter des Kaufmanns RUDOLF HAHN geboren. Ich bin evangelisch. Nachdem ich die zehnstufige höhere Mädchenschule in Magdeburg besucht hatte, trat ich in die städtische Studienanstalt realgymnasialer Richtung ein, die ich Ostern 1911 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Von Ostern 1911 bis Ostern 1915 studierte ich Naturwissenschaften und Mathematik an der Universität Halle a. S. und bestand dort am 26. Juli 1915 das Rigorosum.

Meine Lehrer waren folgende Dozenten: ABDERHALDEN, BRÜEL, DORN, GUTZMER, HAECKER, JAPHA, IGERSHEIMER, KARSTEN, MENZER, VORLÄNDER, WANGERIN.

Ihnen allen bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.